ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва ★ 1937

Ответственный редактор — академик-секретарь
Отделения математических и естественных наук
акад. А. Е. Ферсман

Редакционная коллегия — Президиум биологической группы ОМЕН:
акад. В. Л. Комаров, акад. С. А. Зернов, акад. Б. А. Келлер,
акад. Г. А. Надсон

Редактор серии Н. И. Малаховский

СОВЕЩАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ГРУППЫ АКАДЕМИИ НАУК СССР ПО ЗООЛОГИЧЕСКИМ ПРОБЛЕМАМ

Введение

Совещание по зоологическим проблемам, имевшее своей задачей просмотр и поверку тематики и работ Зоологического института за последние 6 лет (1931—1936), состоялось в Москве в период 2—4/XII 1936 г.

На совещание, кроме служащих Академии Наук по зоологии и близким дисциплинам, был приглашен ряд не служащих в академии профессоров и других специалистов ряда городов Союза как по университетской линии, так и по рыбохозяйственным, энтомологическим и другим прикладным институтам и вузам.

Из работников академии в совещании участвовали: поч. акад. Н. М. Книпович; академики: В. Л. Комаров, С. А. Зернов, А. А. Борисяк, И. И. Шмальгаузен, А. А. Рихтер, чл.-корресп. Л. С. Берг; специалисты академии: Н. П. Анненкова, В. В. Арнольди, Г. П. Адлерберг, Б. Е. Быховский, С. Н. Боголюбский, Б. С. Виноградов, В. В. Васнецов, Г. Ю. Верещагин, В. И. Громова, И. А. Гейль, Г. П. Горбунов, А. М. Дьяконов, П. Г. Данильченко, М. С. Зернов, И. В. Кожанчиков, Е. В. Козлова-Пушкарева, Е. С. Кирьянова, Г. У. Линдберг, Д. А. Ласточкин, А. С. Мончадский, А. А. Машковцев, Б. С. Матвеев, А. В. Мартынов, Е. С. Неизвестнова-Жадина, Е. Н. Павловский, В. В. Попов, Б. И. Померанцев, В. М. Рылов, А. Н. Рейхардт, В. В. Редикорцев, А. А. Рихтер, Е. С. Раммельмейер, М. П. Розанов, И. А. Рубцов, Е. Д. Рамонов, С. С. Смирнов, С. У. Строганов, П. В. Серебровский, А. С. Скориков, И. Д. Стрельников, В. П. Савич, А. Н. Световидов, С. А. Северцов, А. Я. Тугаринов, К. К. Флеров, С. А. Чернов, А. А. Штакельберг, Б. К. Штегман, П. Ю. Шмидт, Ю. Ю. Шаксель. Сторонние специалисты: проф. В. В. Алпатов (Москва), проф. С. В. Аверинцев (Фергана), Г. Г. Абрикосов (Москва), проф. Д. Е. Белинг (Киев), проф. В. Н. Беклемишев (Москва), проф. З. С. Бронштейн (Москва), В. Г. Богоров (Москва), проф. А. Л. Бенинг (Ленинград), проф. В. Ф. Болдырев (Москва), проф. Н. С. Гаевская (Москва), проф. В. А. Догель (Ленинград), Н. К. Дексбах (Москва), проф. Л. А. Зенкевич (Москва), проф. Д. Н. Кашкаров (Ленинград), проф. И. А. Ливанов (Казань), Ф. К. Лукьянович (Ленинград), проф. А. П. Маркевич (Киев), проф. К. И. Мейер (Москва), проф. А. Д. Некрасов (Горький), проф. Я. Я. Никитинский (Москва), проф. И. И. Пузанов (Горький), П. Л. Пирожников (Москва),

И. Г. Пидопличко (Киев), Н. И. Плавильщиков (Москва), проф. М. Н. Римский-Корсаков (Ленинград), Б. Б. Родендорф (Москва), Е. С. Смирнов (Москва), проф. К. К. Сент-Илер (Воронеж), доцент И. Н. Сержанин (Минск), П. И. Усачев (Москва), проф. Н. Л. Чугунов (Москва), проф. С. А. Четвериков (Горький), Н. С. Щербиновский, доцент В. А. Яшнов (Москва) и др.

Председателем на всех заседаниях, кроме вечернего 3/XII и утреннего 4/XII, был акад. В. Л. Комаров, секретарем — Е. Д. Рамонов; вечером 3/XII и утром 4/XII председательствовал акад. С. А. Зернов; участникам совещания были розданы напечатанные тезисы докладов совещания (1—52 страницы).

1. На первом заседании утром 2/XII акад. В. Л. Комаров произнес вступительное слово о целях и задачах совещания. Была избрана комиссия по составлению резолюций по докладам и прениям совещания в составе: поч. акад. Н. М. Книповича, акад. С. А. Зернова, проф. К. К. Сент-Илера (Воронеж), проф. Д. Н. Кашкарова (Ленинград) и зоологов А. М. Дьяконова и И. А. Гейля.

Президиум совещания избран в следующем составе: поч. акад. Н. М. Книпович, акад. В. Л. Комаров, акад. А. А. Борисяк, акад. С. А. Зернов, акад. И. И. Шмальгаузен, чл.-корр. Л. С. Берг, проф. Е. Н. Павловский, проф. К. К. Сент-Илер, проф. Д. Е. Белинг, проф. Д. Н. Кашкаров, проф. И. А. Ливанов.

Были сделаны доклады С. А. Зерновым, Е. Н. Павловским, А. А. Штакельбергом и Б. С. Виноградовым (содержание докладов см. ниже).

На заседании присутствовало свыше 270 человек.

2. 2-е заседание вечером 2/XII; были сделаны и обсуждены доклады Н. Я. Кузнецова, Б. К. Штегмана, А. Я. Тугаринова, П. В. Серебровского и А. П. Семенова-Тян-Шанского (см. ниже). На заседании присутствовало 218 человек.

3. 3-е заседание утром 3/XII; были сделаны и обсуждены доклады Г. У. Линдберга, Е. С. Неизвестновой-Жадиной, И. Д. Стрельникова и И. В. Кожанчикова (см. ниже). На заседании присутствовало свыше 170 человек.

4. 4-е заседание вечером 3/XII; были сделаны и обсуждены доклады Л. С. Берга, А. Н. Световидова, А. К. Мордвилко и В. И. Громовой (см. ниже). На заседании присутствовало свыше 250 человек.

5. 5-е заседание утром 4/XII; были сделаны и обсуждены доклады: И. А. Рубцова, Б. Е. Быховского, А. С. Мончадского и А. А. Рихтера (см. ниже). На заседании присутствовало свыше 100 человек.

6. 6-е заседание вечером 4/XII; были сделаны и обсуждены доклады Е. Н. Павловского и Б. И. Померанцева (см. ниже) и доложена, обсуждена и принята в окончательной редакции резолюция по совещанию; текст резолюции печатается в настоящем издании, в конце, после докладов. На совещании присутствовало свыше 200 человек.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

С. А. ЗЕРНОВ

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР ЗА ПЕРИОД 1931—1936 гг.

Доклад С. А. Зернова «Зоологический институт Академии Наук СССР за период 1931 по 1936 г.» дает фактическое изложение тематики, основных сделанных работ, изменений в составе, штатах и бюджете ЗИН и всех его отделов.

Шестилетка Зоологического института 1931—1936 гг. является тем периодом жизни нашего института, как и всей академии, когда советская власть полностью предъявила свои требования к работе академии в соответствующих областях построения социалистического общества. С этой точки зрения должны и вы смотреть на то, что мы сделали. Мы постараемся вкратце изложить то, чего ЗИН достиг за эти 6 лет. Материалы для доклада в той или иной степени составлены всеми сотрудниками института и особенно заведующими отделами.

I

Первый раздел моего доклада — тематика и результаты работы отделов ЗИН за эти 6 лет.

Вся основная тематика Зоологического института распадается на 4 проблемы.

Первая и основная проблема — это освоение фауны Союза, т. е. изучение эволюционной систематики, морфологии истории и географии животных Союза в систематическом и региональном разрезе, а также и отдельных систематических групп мировой фауны. Это самая большая основная наша проблема, которая охватывает собой 7 тем. Темы эти следующие:

1) Составление и издание многотомной сводки «Фауна СССР». По этому вопросу будет сделан специальный доклад А. А. Штакельбергом, поэтому я на этой теме останавливаться не буду (см. ниже доклад А. А. Штакельберга).

2) История фауны СССР.

3) Наземная фауна осваиваемых и мало исследованных районов Союза.

4) Водная фауна отдельных районов СССР.

5) Изучение биокомплексов наземных животных СССР.

6) Биологическая продуктивность морских и континентальных водоемов СССР и водохранилищ.

7) Изучение биологических показателей, индикаторов в водоемах в целях разработки методики промысловых прогнозов.

Эти 7 тем относятся к первой нашей основной проблеме.

Вторая наша проблема является частью общеакадемической проблемы по повышению урожайности зерновых и других сельскохозяйственных культур в той части, в которой мы можем над этой проблемой работать, т. е. вопросы систематики, зоогеографии, биологии и экологии тех групп животных, которые являются вредными или полезными для этих культур. Сюда относятся следующие наши темы и задания:

8) Составление зоогеографических карт вредных насекомых Союза.

9) Выяснение кормовой специализации растительноядных насекомых и других беспозвоночных.

10) Изучение насекомых опылителей и возможностей интенсификации их деятельности в целях повышения урожайности семян и плодов энтомофильных культур в Союзе. Это — новая тема, над которой мы только что начали работать.

Третья наша проблема — это также общеакадемическая проблема поднятия животноводства в той части, которую ЗИН может разработать. Сюда входят следующие темы:

11) Изучение диких форм, близких к домашним животным Союза, с целью выяснения возможности их доместикации и скрещивания с последними для улучшения пород домашних животных.

12) Динамика паразитоценозов и процессы формообразования у паразитов в связи с условиями их существования.

Наконец, последняя, четвертая проблема «Охрана здоровья трудящихся». Здесь тема:

13) «Зоологические основания мероприятий по борьбе с вредителями человека». Об этом будет специальный доклад, из которого объем этой темы вам станет совершенно ясным (см. ниже доклад Е. Н. Павловского).

Таким образом всего мы имеем в институте четыре основные проблемы — фауна Союза, работа на пользу сельского хозяйства, работа на пользу животноводства и работа на пользу народного здоровья, здоровья человека, поскольку три последние проблемы укладываются в нашу специальность и в нашу практику.

Первая проблема — «Фауна Союза» — занимает 7 тем, остальные — 6, всего 13 тем.

Далее мне предстоит говорить о том, что было сделано различными отделами института по этим темам. Конечно, я могу остановиться только на тех работах, которые являются наиболее выдающимися и интересными.

Почти все отделы включены в работу по составлению «Фауны Союза». Так как о «Фауне Союза» будет специальный доклад, то я буду говорить только о некоторых работах, особенно о тех, которые находятся сейчас в рукописи.

Это прежде всего работа над тушканчиками и мышовками Б. С. Виноградова. Мы имеем в ней переработку всей системы как тушканчиков, так и мышовок. В работе использован большой анатомический материал: строение скелета, слуховых косточек, гени-

талий и т. д.; дана зоогеографическая история современного распространения этих животных. Это будет полная и, можно думать, образцовая монография о тушканчиках и мышовках всего Советского Союза.

Следующая работа по отделу наземных позвоночных — это работа К. К. Флерова по оленям и кабарге, тоже для «Фауны СССР». Она содержит обзор истории исследования, анатомическое описание, возрастные, сезонные и половые изменения, внешнюю морфологию, палеонтологические данные и филогению, пути исторических изменений, специализацию, адаптивные изменения скелета, внешних признаков, зубов и пр., географическое распределение, характерные ландшафты и их геологические изменения, географические центры возникновения, экологию, образ жизни, систематику и некоторые данные по ее палеонтологическому и экологическому обоснованию.

В 1935 г. у нас была проведена специальная экспедиция под руководством М. П. Розанова в юго-восточные Кара-Кумы для изучения кулана и его жизни. Был сделан целый ряд практически интересных наблюдений и выделен заповедник для охраны кулана.

Из сводных работ, которые обнимают целые районы, нужно отметить работу Б. С. Виноградова по млекопитающим Больших Балханов и прилежащей равнины. Затем «Звери Таджикистана», «Грызуны Средней Азии» и «Звери Арктики», три больших монографии, составленные каждая рядом лиц, но всегда с участием сотрудников ЗИН.

По остеологическому отделу мы имеем ряд работ В. И. Громовой, которые касаются истории фауны СССР. В. И. Громова выяснила состав фауны млекопитающих последнего межледникового периода и географическое распределение отдельных членов этой фауны; ею прослежены в отдельных пунктах изменения этой межледниковой фауны в ледниковую эпоху в связи с изменением климата и ландшафта. Установлена история ствола *Bison* с первого его появления (миоцен) и до настоящего времени. Сделана сводка всех данных относительно находок в Союзе первобытного тура, предка крупного рогатого скота. Восстановлена история козлов и баранов в мировом масштабе и сейчас разрабатывается история лошадей.

В отделе остеологии собрано очень большое количество материалов по истории домашних животных, именно десятки тысяч костей домашних животных из раскопок в разных местах СССР. Большинство костей хорошо датировано; выяснен период появления первых домашних животных в различных пунктах Союза.

Количество поступающих коллекций как в этот, так и в другие отделы института очень велико и будет указано ниже. Описывать эти коллекции я не буду потому, что это отняло бы слишком много времени. Укажу только, что среди поступлений за 1930—1936 гг. имеется целый ряд ценнейших собраний.

Из работ по орнитологии нужно отметить работы П. В. Серебровского. В ряде статей он сделал опыт восстановления общей картины переживаний нашей наземной фауны; впервые им были объединены главнейшие зоогеографические и палеонтологические материалы по позвоночным, впервые освещен вопрос о роли западносибирского оледенения и еще раз обоснована новыми материалами гипотеза о роли Центральной и Восточной Азии как центра, откуда

пришел к нам еще в неогене ряд представителей лесной фауны. Перерывы в распространении П. В. Серебровский трактует как гетерохронные в отличие от других авторов, объясняющих эти перерывы воздействием ледникового периода. Им же составлен интересный очерк класса птиц, с привлечением истории ископаемых птиц. Очерк предназначен для соответствующего тома «Фауны СССР».

Затем по этому же отделению мы имеем ряд работ Б. К. Штегмана, который впервые обнаружил и проследил зоогеографические границы между сибирской, китайской и монгольской фаунами и установил связи между распространением птиц и эколого-ландшафтными границами. Он выяснил в своих работах взаимоотношения между основными фаунами Дальнего Востока, между сибирской, китайской и монгольской и установил, что таежная фауна наступает как на китайскую, так и на монгольскую; далее он исследовал происхождение и формирование фауны тайги и изучил связь между орнитологической фауной Старого и Нового Света. Им же составлена новая орнито-географическая карта Палеарктики, основанная на изучении типов орнитофауны в связи с изучением экологических комплексов и с привлечением данных исторической географии, чего раньше не делалось; карта изготовлена по новой очень оригинальной методике черчения зоогеографических карт, принятой теперь рядом сотрудников ЗИН.

А. Я. Тугаринов работал в отделении орнитологии над выяснением роли Северо-восточной Азии и Берингии в происхождении арктической фауны и над ископаемыми птицами Союза более поздних эпох. Как известно, под Байкалом была найдена африканская фауна — страус и птица из группы соколов, близкая к современным африканским соколам рода *Dissodectes*. Затем чрезвычайно интересные материалы были обнаружены под Красноярском. Оказалось, что белая куропатка, которая теперь гнездует только в 400 км к северу от Красноярска, во времена палеолита служила основной пищей для палеолитического населения в районе Красноярска. Остатки этой птицы в кухонных отбросах палеолита найдены в очень большом количестве. Затем в Крыму было найдено более 50 видов птиц, характерных для открытых пространств в условиях резко континентального климата, в частности тундровая белая куропатка, горные галки, дикие голуби, пустынные жаворонки и др.

Но наиболее удивительной является находка под Обдорском, датированная очень точно археологами, как время за 2 тысячи лет до настоящего времени; тогда под Обдорском, где сейчас имеется тундра, господствовала лесная фауна, и граница тайги проходила севернее, чем теперь; там были найдены и более южные формы, ныне гнездящиеся в пределах северной части Западносибирской лесостепи, как белый журавль и некоторые виды степных уток.

Затем мы имеем ряд работ Е. В. Козловой-Пушкаревой по выяснению состава монгольской орнитофауны; она же работала и на Талыше по вопросу зимовки птиц вместе с А. Я. Тугариновым. Талышская экспедиция 1936 г. выяснила, что отлет местных птиц и пролет северян закончился еще в середине сентября, когда была летняя погода, обилие насекомых и пищи; поэтому объяснять отлет птиц одними только условиями питания не приходится. Настоящий зимний комплекс устанавливается очень поздно — в декабре.

Были сделаны интересные наблюдения над пробуждением зимою половой жизни птиц. Было обнаружено, что кряквы уже в декабре разбивались на пары, и было выяснено образование зимних сообществ, совершенно иных, чем те, которые образуются на местах гнездовья. Так, несмотря на наличие степных участков, полевые жаворонки держатся на морском берегу, ворона также жила на берегу моря и питалась моллюсками и т. д.

Что касается деятельности герпетологического отдела, то наиболее интересной работой, кроме работ, имеющих систематический характер, было участие С. А. Чернова в комплексной экспедиции по паразитам и выяснению условий передачи заболеваний клещами, которые живут на пресмыкающихся, и затем участие в экспедиционной работе сухумского филиала ВИЭМ по вопросу изучения ядовитых змей и организации змеиного питомника — серпентариума.

Переходим к работе энтомологического отдела.

Начнем с работ, вошедших в «Фауну СССР». Это прежде всего работы Г. Я. Бей-Биенко над кожистокрылыми и И. В. Кожанчикова над совками, затем идет работа Д. А. Оглоблина над листоедами. Автором предложена новая система группы, основанная и на строении личинок.

Работа Г. В. Олсуфьева «Слепни» представляет собою прекрасно иллюстрированную ревизию группы, имеющей первостепенное значение в качестве переносчиков сибирской язвы и туляремии.

В работе Н. Н. Плавильщикова «Дровосеки», ч. 1, 2, обращают на себя внимание интереснейшие данные по аберрационной изменчивости окраски рисунков видов этой группы с необычайно широкой в ряде случаев амплитудой от едва окрашенных до совершенно темных.

В работе Б. Б. Родендорфа «Паразитические мухи (*Sarcophaginae*)», ч. 1, дана коренная перестройка системы группы на основе учета данных внутреннего строения и биологических особенностей.

Работа И. А. Рубцова «Мошки (*Simuliidae*)» представляет собою ревизию группы, основанную на изучении всех фаз развития ее представителей, и интересный очерк ее географического распространения.

В работе А. А. Штакельберга «Комары» дана ревизия группы, выполненная по заданиям Наркомздрава. Выяснены связи Палеарктики с Северной Америкой и Эфиопской областью.

Выделяются работы А. Н. Рейхардта над чернотелками и «Определитель мух европейской части Союза» А. А. Штакельберга.

По морфологии современных и ископаемых насекомых мы имеем ряд работ А. В. Мартынова, в которых автор построил совершенно новую систему классификации насекомых на основе изучения нового материала по ископаемым насекомым и на основе всех имеющихся данных по современным. Он приходит к выводу о генетической связи специализированного подкласса *Holometabola* с примитивными термитами, а также о ближайшем родстве одного из подотрядов ручейников (*Trichoptera*) с примитивными бабочками.

Затем у нас имеется привлекшая общее внимание работа А. А. Рихтера о жилковании надкрылий жуков и о новой системе этого отряда, построенной в связи с жилкованием (см. ниже доклад А. А. Рихтера).

Вопросу о происхождении видов и о видообразовании у тлей посвящена работа А. К. Мордвилко. Распадение их систематических групп объясняется, как правило, переходом на другие растения или на другие части растения.

Н. Н. Филипьев в корне переработал систему подсемейства листоверток (*Tortricinae*) на основе детального морфологического анализа и исследования почти всех существующих типов.

Из работ по зоогеографии и фаунистике отдела наземных беспозвоночных заслуживают быть отмеченными следующие работы:

Н. Я. Кузнецова — по истории фауны Арктики, главным образом на основе изучения исключительного по своему богатству материала по фауне бабочек (см. ниже доклад Н. Я. Кузнецова).

А. Н. Кириченко — по истории фауны полужесткокрылых Кавказа.

В. В. Попова — по фауне пчел Средней Азии с богатейшими данными по их экологии, основанными на личных наблюдениях.

А. П. Семенова-Тян-Шанского — по истории альпийских фаун с точной категоризацией элементов, их составляющих, по истории пустынной фауны Средней Азии, а также составленная им карта общего зоогеографического деления Палеарктики на основе изучения преимущественно жесткокрылых.

М. Э. Тер-Минасян — по происхождению фауны долгоносиков Армении с анализом элементов, ее составляющих.

Установлена зоогеографическая граница между иранской и малоазиатской степной фауной в пределах Армении.

По физиологии насекомых имеем почти законченный двухтомный труд Н. Я. Кузнецова «Основы физиологии насекомых», в котором автор собрал и критически подытожил совершенно исключительные по своему богатству материалы.

Экологическая лаборатория ЗИН АН существует с 1934 г. при отделе наземных беспозвоночных; заведует ею И. Д. Стрельников. В настоящее время лаборатория занимает одну большую комнату и имеет оборудование для изучения влияния температуры на насекомых и других мелких наземных животных (политермостат и термостаты), некоторые приборы для изучения климатических и микроклиматических факторов в экологии, приборы для термоэлектрических измерений температуры тела животных и среды и др.

За 2½ года существования лаборатории два сотрудника вели исследование по изучению влияния экологических условий на развитие и изменчивость некоторых чешуекрылых и теплового обмена под действием солнечной радиации и микроклиматических факторов у некоторых насекомых, моллюсков и грызунов.

Кроме того, в лаборатории давались консультации и помощь сотрудникам ЗИН АН, филиалов АН и других учреждений по вопросам экспериментально-экологических методов исследований.

Переходим к гидробиологическому отделу.

По разделу систематики и эволюции. Л. С. Берг, на основании собственных палеонтологических исследований и сравнительно-анатомического анализа, дал новую систему рыб и рыбообразных (отряды, семейства, подсемейства; см. ниже доклад Л. С. Берга).

Изучение низших ракообразных (С. С. Смирнов — отряд *Copepoda*) выяснило морфологию рудиментарных ног на основании тератологических данных и данных метаморфоза.

По разделу зоогеографии и фаунистики. В обширной работе Г. У. Линдберга, в основу которой положен коллекционный материал ЗИН и личные полевые исследования автора, дается детальная картина состава и история фауны рыб Японского моря, причем подтверждается гипотеза палеоботаника Криштафовича о фазах ледниковой эпохи на Дальнем Востоке и вносится ряд дополнений по палеогеографии Восточной Азии.

По дальневосточным морям следует далее отметить работу А. М. Дьяконова, который по иглокожим (род *Leptasterias*) установил миграции северных тихоокеанских форм в Северную Атлантику, вдоль берегов Северной Америки, в теплое и постглациальное время; вместе с тем автор доказывает, что северные районы Тихого океана являются центром видообразования (процесс идет и ныне) целого ряда групп иглокожих.

Совершенно к тому же приводят и исследования Е. Ф. Гурьяновой над высшими ракообразными дальневосточных морей.

В 1935 и 1936 гг. ЗИН принял участие в экспедиции «Садко», где Г. П. Горбунов производил все бентонические исследования. Огромный материал, собранный этой экспедицией по абиссали и батиали морей Полярного и Гренландского, в значительной части законченный обработкой сотрудниками гидробиологического отдела ЗИН, показал, что вся абиссаль Гренландского моря зоогеографически представляет часть (залив) Полярного бассейна; это дает основание думать, что последний имеет больший геологический возраст, чем это предполагалось доселе.

Изучение обширных коллекций ЗИН по высшим ракообразным, произведенное за последние 5 лет Е. Ф. Гурьяновой, дало возможность вполне точно анализировать состав фауны *Malacostraca* арктических морей и вместе с тем установить историю ее развития.

Проведенное ЗИН, как участником работ Каспийской комиссии, в 1934 и 1935 гг. гидробиологическое исследование Каспийского моря (Мертвый Култук, Кайдак), помимо общефаунистического освоения этих районов, показало (А. Н. Световидов, М. С. Зернов) наличие новых рас нерестящегося здесь пузанка и воблы, а равно установило факт нереста в Мертвом Култуке ряда рыб, в том числе и крупного промыслового значения, в необычных для них условиях повышенной солености; составлены карты распределения в этом районе рыб в связи с распределением солености.

Отделением моллюсков (В. И. Жадин) обработаны обширные материалы ЗИН по пресноводным моллюскам СССР и впервые дана картина их распределения (в частности, промысловых моллюсков, как, например, *Margaritana* и др., *Unionidae*) по разным типам водоемов в связи с экологией; установлены причины современного географического их распространения.

По разделу биоценологии и экологии В. И. Жадиным произведено изучение населения ряда рек и водохранилищ СССР. Эти работы 1934—1936 гг. анализируют закономерности образования биоценозов рек и их поймы и водохранилищ в разного характера реках СССР (Кольский полуостров, центр СССР, Закавказье, Украина.) Дается рациональная генетическая классификация

водоемов поймы и основы прогнозов биологического режима водохранилищ. Разобраны вопросы аккумуляции растворенных и взвешенных веществ и биоэкологическая обеспеченность водоема.

Е. С. Неизвестновой-Жадиной выполнена, с применением новых методов, работа по бентосу дна р. Оки (см. ниже доклад Е. С. Неизвестновой-Жадиной).

В связи с уже указанной комплексной работой Каспийской комиссии ЗИН проведено в 1934—1935 гг. гидробиологическое исследование заливов Мертвый Култук и Кайдак на Каспийском море. Работа дает картину состава и жизни бентоса и планктона в связи с физико-химическими факторами.

Под общим руководством Г. У. Линдберга в 1934 г. ЗИН проведено комплексное изучение прибрежных биоценозов Японского моря (о. Петрова). Впервые для района даны основные биоценотические группировки и составлена карта их распределения в связи с факторами среды. В работе принимал участие ряд сотрудников ЗИН.

По отделу паразитологии прежде всего должны быть отмечены: 1) Работы по систематике, фауне и экологии иксодовых клещей (Е. Н. Павловский, Б. И. Померанцев, И. Г. Галузо, Б. М. Лотоцкий).

Клещи *Ixodoidea* имеют выдающееся прикладное значение в качестве переносчиков инфекционных и паразитарных заболеваний человека и домашних животных (тейлериоз и пироплазмоз). Отделом паразитологии заканчивается разработка фауны и систематики *Ixodoidea* СССР (Е. Н. Павловский, Б. И. Померанцев, М. В. Штром).

Проведены в широком масштабе экологические исследования применительно к теоретическому обоснованию эпидемиологических и эпизоотических проблем (Е. Н. Павловский, И. Г. Галузо, Б. И. Померанцев, Б. М. Лотоцкий).

Поставлены опыты профилактики эпизоотий пироплазмозов путем применения специальных ванн и культурно-хозяйственных мероприятий (И. Г. Галузо).

Во всех разделах изучения *Ixodoidea* обеспечен широчайший контакт с сетью медицинских и ветеринарных институтов и научно-исследовательских учреждений как гражданского, так и оборонного ведомства (отделы паразитологии).

2) Разработка систематики и фаунистики *Mallophaga* (Д. И. Благовещенский). *Mallophaga* (власоеды и пероеды) — группа, которая в отношении фауны и систематики до сих пор в СССР планомерно не разрабатывалась.

Паразитологическим отделом ЗИН, работой Д. И. Благовещенского по «*Mallophaga* домашних млекопитающих и птиц» заполнена первая брешь в общем изучении группы.

В отношении фауны *Mallophaga* СССР продолжается обработка накопленных больших коллекций. К настоящему времени обработаны материалы Казахстанской и Талышской экспедиций ЗИН и сборы ряда других учреждений.

3) Произведено комплексное исследование паразитоценозов перелетных и оседлых птиц (Б. Е. Быховский).

Специальный доклад об исследовании паразитоценозов будет сделан Е. Н. Павловским (см. ниже), исследование же паразитоценозов птиц впервые выдвинуто отделом как проблема. Оно имеет

большое значение, кроме того, при выяснении жизненных циклов паразитов.

4) Работы по онтогенезу *Monogenea* (Б. Е. Быховский) (см. ниже специальный доклад) имеют значение для филогении *Monogenea* и, кроме того, проливают свет на совершенно не изученное развитие ряда групп моногенетических сосальщиков. Всего исследовано развитие 16 родов *Monogenea*.

5) Работы по сравнительной анатомии и трофическим адаптациям личинок комаров (А. С. Мончадский). Результаты позволили произвести ревизию и оценку признаков, употребляемых в систематике личинок, и дать схему их эволюции в ее связи с эволюцией взрослых форм. Звеном, связывающим оба эволюционных процесса, является тип питания и его коррелятивные изменения адаптивного характера (см. ниже доклад А. С Мончадского).

6) Работы по систематике и фауне СССР (взрослые комары—А. А. Штакельберг; личинки—А. С. Мончадский).

Составленные сводки по взрослым комарам и их личинкам являются первыми в Союзе (а по личинкам первыми вообще). Они являются основными пособиями по определению комаров в тропических институтах, малярийных станциях и т. п.

7) Составление аннотированной библиографии по малярии (Н. С. Штакельберг).

Содержащийся в аннотациях огромный материал дает в руки исследователя (с исчерпывающей полнотой) факты по распространению, видовому составу, филогении, колебаниям численности малярийных комаров и по вопросам эпидемиологии малярии. Для практиков-эпидемиологов и малариологов ценен как полная сводка материала по этим вопросам.

8) Составление карты распространения *Anopheles* (Л. В. Буракова).

Значение работы двоякое: 1) научное—выяснение вопросов расселения, смены фауны и т. д. и 2) практическое—выяснение вопросов, связанных с распространением малярии в пределах Союза, в частности местных заболеваний в отдельных районах Союза, и организацией мер борьбы с переносчиком (одна из задач 2-й пятилетки по линии Наркомздрава—ликвидация малярии как массового заболевания).

Карта должна быть закончена в 1937 г.

Таковы в общих чертах основные научные достижения ЗИН за период 1931—1936 гг.

Фаунистическая конференция

С целью возможно лучшего планирования работ ЗИН, основываясь на постановлении, вынесенном конференцией по рассмотрению планов зоологических учреждений Академии Наук 23—24/XI 1930 г., по договоренности с Госпланом СССР, организовал Всесоюзную фаунистическую конференцию. Слабая изученность фауны отдельных районов (среднеазиатские республики, Западная и Юго-восточная Сибирь, ДВК и др.), бесплановость и чрезвычайная разрозненность фаунистических исследований, несоответствие существовавших методов и темпов научной работы в области изучения фауны страны с практикой социалистического строительства настоятельно требо-

вали от всех научно-исследовательских учреждений Союза больших сдвигов и организационной и подчас идейной перестройки в своей работе. Основными задачами конференции были: 1) согласование и увязка всех работ по изучению фауны, ведущихся в Союзе различными научно-исследовательскими и отраслевыми учреждениями и институтами с запросами народного хозяйства, и составление единого плана фаунистических исследований всего Союза; 2) установление единообразных методов работы; 3) повышение теоретико-методологической базы для решения практически важных работ; 4) определение места и роли зоологических учреждений АН в этой работе.

Созыв конференции был осуществлен Организационным комитетом, куда, кроме работников ЗИН, вошли представители наркоматов (Наркомпрос, Наркомзем, Наркомснаб), ленинградского отделения Коммунистической академии, Всесоюзной Академии с.-х. наук им. В. И. Ленина, ЦНИРХ, университетов (ЛГУ, МГУ) и т. п.

Конференция работала в Ленинграде с 3 по 8/II 1932 г. в весьма многочисленном составе ленинградских и иногородних членов, представлявших 136 учреждений. Работа конференции шла по 8 разделам: I — общие вопросы, II — промысловые и другие млекопитающие и птицы, III — ихтиология и гидробиология, IV — энтомология и вредители растений, V — паразиты и вредители животных и человека, VI — охрана природы, VII — организационные вопросы, VIII — издательские вопросы. В большинстве из центральных докладов, заслушанных на конференции, была сделана оценка настоящего положения отдельных разделов фаунистической работы в Союзе и даны установки для дальнейшей работы, общая проблематика для данных специальностей, а по возможности и конкретная проблематика по областям либо работы, либо районов, предложено распределение тематики по учреждениям. Зоологический институт АН издал три выпуска Трудов конференции.

Работы конференции, несомненно, послужили для Зоологического института АН отправной точкой внедрения плановости в его работы, придания им целеустремленности и связи с запросами народного хозяйства и в этом смысле не устарели и сейчас, поскольку проблематика, выдвинутая на конференции, в значительной своей час[illegible] войдет и в план 3-й пятилетки.

Лимнологическое совещание

31 мая — 1 июля 1934 г. в Зоологическом институте происходило совещание по вопросам лимнологии, созванное ЗИН совместно с Байкальской лимнологической станцией.

После вступительного слова акад. С. А. Зернова совещание заслушало доклады: 1) С. Д. Муравейского — «Лимнология как наука»; 2) Г. Ю. Верещагина — «Положение лимнологии в кругу смежных дисциплин»; 3) Л. Л. Россолимо — «Установки лимнологии как науки»; 4) Б. С. Грезе — «Наука о рыбе и лимнология»; 5) И. В. Молчанова — «Современные проблемы лимнологии»; 6) П. Ф. Домрачева — «Распределение сил советских лимнологов по учреждениям».

В прениях, развернувшихся по докладам, выступили Л. С. Берг, В. И. Жадин, Н. М. Кабанов, П. Л. Пирожников, Г. С. Карзинкин, Б. Н. Форш, Предтеченский, В. М. Рылов и др.

Совещание признало первоочередными задачами советской лимнологии — изучение водохранилищ и разработку проблемы биологической продуктивности водоемов.

Научные собрания

Научные собрания ЗИН, на которых докладываются работы как сотрудников ЗИН, так и сторонних ученых, работающих в областях, интересующих ЗИН, берут свое начало с 1922 г. Однако в 1932 г., как видно из прилагаемой таблицы, они сошли почти на-нет — всего 2 заседания в год; причину этого мы сейчас указать не можем. Всего за период 1932—1936 гг. мы имели 63 собрания с 138 докладами.

Таблица 1

Научные собрания ЗИН

Годы	Число собраний		Число докладов	
1930	11		35	
1931	9		20	
1932	2	собрания за № 1—63	2	138 докладов
1933	14		33	
1934	12		29	
1935	21		43	
1936	14		31	

Из этих 138 докладов 91 были сделаны сотрудниками ЗИН, 31 доклад ленинградскими учеными и 16 докладов приезжими.

По отдельным вопросам тематика докладов распределялась следующим образом: по морфологии было сделано 2 доклада, по вопросам классификации и ее методам — 12, по фаунистике — 6, по зоогеографии — 27, по палеонтологии — 3, по экологии — 21, по гидробиологии и ихтиологии — 26, по биоценологии — 6, по физиологии — 8, по вопросам видообразования и эволюции — 2, по истории исследований — 3, некрологов — 5, отчетов — о съездах, заседаниях и пр. — 5, экспедиционных отчетов — 11, а всего 138 (1932—1936 гг.). Как положительное явление обращает на себя внимание большое количество докладов по зоогеографии — 27; количество докладов по новой линии работ ЗИН весьма значительно: 21 по экологии, 26 по гидробиологии и 6 по биоценологии; но 2 доклада за 5 лет по вопросам эволюции и видообразования доказывают падение интереса к общим вопросам биологии, и над этим ЗИН не может не задуматься, как над явлением совершенно отрицательным.

II

Второй раздел моего доклада касается издания трудов ЗИН, их распространения и положения библиотеки Института.

Всего за период 1930—1936 гг. ЗИН было напечатано 888 листов — в среднем 136 листов в год, но с очень неравномерным распределением по годам — от 70 листов в 1930 г. до 258 в 1936 г.

Таблица 2

Напечатано листов

Годы	1930	1931	1932	1933	1934	1935	1936	Всего
Ежегодник	$31^{4}/_{16}$	$45^{10}/_{16}$	$23^{10}/_{16}$	—	—	—	—	$100^{8}/_{16}$
Труды	—	—	$13^{6}/_{16}$	$31^{2}/_{16}$	5	$45^{10}/_{16}$	$51^{14}/_{16}$	147
Фауна	$21^{11}/_{16}$	—	—	$9^{4}/_{16}$	—	$29^{8}/_{16}$	$71^{14}/_{16}$	$132^{10}/_{16}$
Паразитологический сборник	$17^{8}/_{16}$	$22^{14}/_{16}$	$16^{4}/_{16}$	—	23	$21^{2}/_{16}$	$16^{8}/_{16}$	$117^{4}/_{16}$
Определители	—	$10^{6}/_{16}$	$18^{14}/_{16}$	$122^{6}/_{16}$	$38^{8}/_{16}$	36	68	$294^{8}/_{16}$
Наставления	—	7	—	—	$4^{14}/_{16}$	$11^{12}/_{16}$	—	$23^{10}/_{16}$
Фаунист. конфер.	—	—	—	15	$7^{14}/_{16}$	—	—	$22^{14}/_{16}$
Животный мир СССР.	—	—	—	—	—	—	$5^{8}/_{16}$	$50^{8}/_{16}$
Итого	$70^{7}/_{16}$	$85^{14}/_{16}$	$72^{2}/_{16}$	$177^{12}/_{16}$	$79^{4}/_{16}$	144	$258^{12}/_{16}$	$888^{8}/_{16}$

Рассылка изданий ЗИН по СССР и за границу в 1936 г. представляется в следующем виде:

Таблица 3

	Труды Зоологического ин-та	Фауна СССР	Определители по фауне	Паразитологический сборник
СССР				
1. По особому списку	4	4	4	3
2. Обязательные, т. е. по списку получающих все издания	34	34	34	34
3. Обмен по СССР (по списку библиотеки АН)	40	28	12	6
Всего	78	66	50	43 237
За границу	При последней рассылке послано			
По списку библиотеки АН	171	120	87	50 = 428
Итого	—	—	—	665
Однако список библиотеки АН имеет, вместе с адресами, еще не включенными в обмен,				
Адресов	210	145	99	72

Что касается библиотеки ЗИН, которая является филиалом Главной библиотеки Академии, то за отчетный период можно отметить значительный рост ее работы, выражающейся прежде всего в интенсивном комплектовании ее как иностранной, так

и советской книгой. Пополнение иностранной литературы идет путем выписки на инвалюту и путем расширения книгообмена с иностранными научными учреждениями. Валютные ассигнования на покупку иностранной литературы распределяются по годам следующим образом:

На монографии		На журналы	
1934 г.	699 р. 10 к.	1934 г.	1 034 р. — к.
1935 »	2 274 » 68 »	1935 »	1 051 » 50 »
1936 »	2 280 » — »	1936 »	1 223 » 80 »
(в новом исчислении 6 840 руб.)			

На 1936 г. выписано монографий 79 названий и журналов 67 названий.[1]

Основная работа по заграничному книгообмену выполняется ЗИН при посредстве специального аппарата Центральной библиотеки, ведущего весь книгообмен АН. За последние годы здесь показатели такие: в 1934 г. обмен производился с 74 научными учреждениями, поступило книг, брошюр и журналов 92 названия; в 1935 г. ЗИН уже обменивался с 158 учреждениями, поступило 207 названий, всего 1 471 экз. библиотечных единиц.

В текущем году издания ЗИН рассылаются в 173 адреса в количестве 278 годовых комплектов. О рассылке изданий ЗИН по общеакадемическому обмену см. выше общий лист рассылки. Ведется интенсивная работа не только по охвату новых точек, но и по углублению уже установленных ранее обменных связей.

По частям света книгообмен распределяется следующим образом: в Европе 79 научных учреждений, в Азии 28, в Америке 51, в Африке 8, в Австралии 7.

Внутрисоюзный книгообмен ведется с 40 научными учреждениями, высылающими ЗИН свои издания.

Комплектование советской книгой идет как путем поступления 2-го обязательного экземпляра, получаемого АН по зоологии и смежным вопросам, так и путем покупки на книжном рынке. Кроме того, необходимо отметить покупку отдельных специально подобранных книжных коллекций покойных В. А. Линдгольма и др. При этом необходимо констатировать, что до сего времени ассигнования на приобретение книг на книжном рынке были совершенно недостаточны для удовлетворения запросов Института.

Всего фонд библиотеки ЗИН насчитывает в настоящее время около 90 000 томов при среднем годовом приросте в 5 000 томов.

В 1936 г. получается серий — 42 названия, периодических иностранных — 298 названий, периодических советских — 89 названий, всего периодических — 387 названий, а рассылается трудов — 249 экземпляров (78 + 171).

Значительно, в 9 раз, выросла за эти годы и выдача книг. В 1931 г. она составляла 1926 книг и в 1936 г. на 1 ноября составляла около 19 802, причем необходимо отметить не только регулярное обслуживание специалистов Института, но также удовлетворение

[1] При несомненном росте лимитов из года в год нужно, однако, отметить что все же они недостаточны для удовлетворения запросов Института и для пополнения лакун периодических и сериальных изданий за время империалистической войны.

запросов научных учреждений Союза (46 точек) и ряда отдельных сторонних научных работников.

Большим недостатком библиотеки является отсутствие [из-за недостатка штата (всего 2 единицы) и средств] работы в области библиографии и текущей информации, а также все еще затягивающийся, также из-за недостатка средств, полный учет и обработка основных фондов.

III

Третий раздел моего доклада касается вопроса об ученых кадрах Института, их количестве, качестве и об аспирантуре.

Наш штат ученых имеет всего 57 единиц. Смена у нас происходит очень медленно, во всяком случае в чем ином, а в текучести нас нельзя обвинять, скорее в совершенно противоположном. Имеются лица, которые были приняты в 1900 г. и работают у нас в продолжение 36 лет.

В составе Института мы имеем сейчас докторов биологических наук 22, кандидатов 27 и только 7 человек без степени и 1 вакансию. У кандидатов, по крайней мере у 4 человек, имеются уже готовые диссертации для докторской степени, которые они будут защищать в скором времени. Таким образом, докторов у нас будет 26 человек, а кандидатов 23.

Что касается новых приглашений с 1931 г., за которые мы отвечаем, то за эти последние 6 лет были приглашены 6 докторов, 6 бывших аспирантов и остальных 18 человек; 2 человека стали учеными.

Я говорил, что у нас нет текучести, и действительно возрастной состав у нас очень велик. Я не успел подсчитать средний возраст, но лиц в возрасте до 40 лет (включительно) у нас имеется 24 человека, и из них только 5 человек моложе 35 лет, а все остальные старше 35 лет. От 40 до 60 лет у нас имеется 25 человек и старше 60 лет — 7 человек.

Что касается аспирантов, то в ЗИН их было всего, считая тех 6 аспирантов, которых мы имеем в настоящее время, 29 человек. Из них аспирантуру у нас не закончили 9 человек. Из 14, окончивших аспирантуру ЗИН, остались на службе у нас 7 человек, в других учреждениях Академии Наук 5 человек и 2 работают вне Академии.

IV

Работа в ЗИН сторонних специалистов.

Количество сторонних специалистов, работающих в ЗИН, очень велико. За период 1931—1936 гг. оно выражается следующим рядом цифр: 171—218—143—160—220—170; эти цифры наглядно показывают, насколько тесно связан ЗИН с работниками других аналогичных учреждений Союза и насколько привлекают их богатейшие собрания и библиотека ЗИН и та помощь специалистов, которую они у нас находят. Количество отдельных лиц, приходящих за консультацией и не занимающих рабочих столов, настолько велико, что мы были вынуждены ограничить их доступ в ЗИН тремя днями в шестидневку, так как иначе больше половины рабочего времени сотрудников ЗИН ушло бы на эти консультации.

V

Поступление коллекций и сборов.

Как видно из прилагаемой таблицы, рост коллекций Института продолжает неуклонно итти вперед; всего за отчетный период в Институт поступило 3552 коллекции и сборов, заключающих в себе 1611227 коллекционных единиц. По годам и по отдельным группам животных эти поступления распределяются, как показывает табл. 4.

Я не имею здесь возможности более детально касаться этого вопроса: отмечу только максимально ценные поступления.

По отделу наземных позвоночных: обширные сборы ряда экспедиций по Средней Азии и большие обменные коллекции с американскими музеями American Museum of Natural History и Museum of Comparative Zoology.

По отделу наземных беспозвоночных: Семенова-Тян-Шанского А. П. (по Корее и Охотскому побережью) 3591 экз., Вельтищева П. А. (Казахстан) 8055 экз., Дьяконова А. М. (Грузия) 3046 экз., Таджикской экспедиции АН 1933 г. 11220 экз., Нахичеванской экспедиции, сборы Знойко Д. В. 6848 экз., Вельтищева П. А. (снова Казахстан) 1400 экз. и (Узбекистан) 8685 экз., ВИЗР, Карантинный сектор, 29472 экз., Знойко Д. В. (юго-западная Украина) 26952 экз., Туркменской экспедиции 1934 г., сборы Попова В. В., 18674 экз., Таджикской паразитологической экспедиции, сборы Попова В. В., 16084, Талышской экспедиции 1936 г., сборы Арнольди В. К., 8000 экз., Сумакова «Жуки» 30868 экз. из разных мест, Лучника М. В. коллекция жуков *Cicindellidae* и *Carabidae* 97733 экз., Бианки Л. В. коллекция сетчатокрылых 12612 экз.

По гидробиологическому отделу особенно ценны большие коллекции, переданные ВНИОРХ, по рыбам и беспозвоночным Каспия, Волги, Севана и водам северной части Союза; коллекция моллюсков В. А. Линдгольма, сборы ЗИН в Японском море у Владивостока — о. Петров, коллекции Гидрологического и Арктического институтов по северным и дальневосточным морям.

Из сборов, поступивших в отдел паразитологии, 3000 препаратов плоских червей — Быховского Б. Е., 1000 препаратов личинок комаров — Мончадского А. С. и 1842 пробирки паразитов птиц Барабинских озер — Быховского Б. Е.

VI

Музей популяризации знаний, Кружок юных натуралистов.

Музей, как известно, существует очень давно. Позвольте напомнить, что в 1937 г. музею Зоологического института исполняется 105 лет. Из этих 105 лет музей имел в течение 50 лет одного директора, акад. Брандта. Количество посетителей музея растет, но растет, к сожалению, незначительно. Мы имеем сейчас огромное количество разных культурно-просветительных учреждений для всех слоев населения, как театры, дома культуры и пр., поэтому посещение музея, который в дореволюционное время был одним из немногих просветительных учреждений, сейчас невелико. Максимум — 94343 в 1935 г.— был достигнут нами при помощи большой работы

Таблица 4

Поступило коллекционных единиц с 1930 по 1936 г.

Годы	1930	1931	1932	1933	1934	1935	1936	Всего
Остеология	359	20 910	951	292	5 188	1 363	10 247	39 310
Млекопитающие	3 020	610	1 200	1 552	791	414	928	8 515
Птицы	1 236	1 332	1 020	1 472	511	1 924	1 082	8 577
Амфибии и рептилии	308	149	185	162	229	320	300	1 653
Рыбы	985	663	2 800	309	1 930	2 384	2 638	11 769
Оболочники	403	49	170	65	1 146	131	4	1 968
Насекомые	55 684	123 086	106 733	242 490	190 483	171 357	299 325	1 189 158
Паукообразные и многоножки	3 699	3 247	3 901	11 948	4 171	3 803	6 186	36 955
Ракообразные	1 056	518	10 000	42 336	7 450	13 300	2 308	76 968
Планктон	455	412	31	Нет.	114	1 600	750	3 362
Моллюски	3 215	119 829	10 988	6 460	9 533	5 498	5 428	160 951
Низшие черви	3 723	320	3 000	3 200	214	1 341	436	12 234
Высшие »		5 035	1 000	8 859	14 343	2 830	15	32 082
Иглокожие	1 120	1 435	1 461	3 241	34 133	1 835	11 085	23 283
Губки, кишечнополостные	2 078	265	127	1 020	814	138	—	4 442
Итого	77 341	277 860	142 567	323 406	241 110	208 238	340 705	1 611 227
	Поступило номеров коллекций							
Всего 3 552, а по годам	564	570	436	546	591	475	370	I—X

со стороны заведующих нашей политпросветительной работой. Значительно количество учащихся I ступени; оно выражается в десятках тысяч: 34, 30, 25. Мы имеем уменьшение количества одиночных посетителей и увеличение посетителей, проходящих через экскурсию. Все это ясно видно из следующей таблицы:

Таблица 5

Посетители музея Зоологического института

Годы	Всего посетителей	Из них организованных	Экскурсий	Неорганизованных посетителей	Учащихся I ступени
1930	64 696	29 603	—	35 093	—
1931	61 849	18 365	1 843	43 484	—
1932	> 64 000	—	891	—	—
1933	55 000	46 000	1 400	9 000	34 000
1934	79 000	35 000	1 403	44 000	20 700
1935	94 343	53 740	2 241	40 603	30 116
1936	67 675	41 813	1 841	25 862	25 239

При ЗИН имеется другое просветительное учреждение — это Кружок юных натуралистов, о котором заботятся наши зоологи А. Я. Тугаринов, Б. К. Штегман и др., который насчитывает в себе около 40 человек юных натуралистов. Среди них имеются очень толковые люди. Это — отчасти продолжение бывшей школы препараторского ученичества, которая дала целый ряд сотрудников для ЗИН. Юные натуралисты работают очень старательно, ходят на экскурсии, собирают коллекции, наблюдают живых животных в природе и в неволе. Ежегодно юные натуралисты отчитываются. Кружком непосредственно руководит А. М. Котон.

К популяризации знаний относится ряд наших трудов и наставлений. Специальной популяризаторской работой является «Животный мир СССР»; сейчас вышел I том в 800 стр.; весь «Животный мир СССР» рассчитан на 4 тома.

По нашему предложению Академия Наук будет издавать книгу «Жизнь пресных вод Союза» в 2 томах.

В течение 1937 г. предполагается составить I том.

Затем мы работаем еще над большим популярным сочинением совместно с Военно-охотничьим обществом. Мы составляем для него большой атлас охотничье-промысловых зверей и птиц. Это ответственная работа, которая занимает в настоящее время ряд сотрудников нашего института.

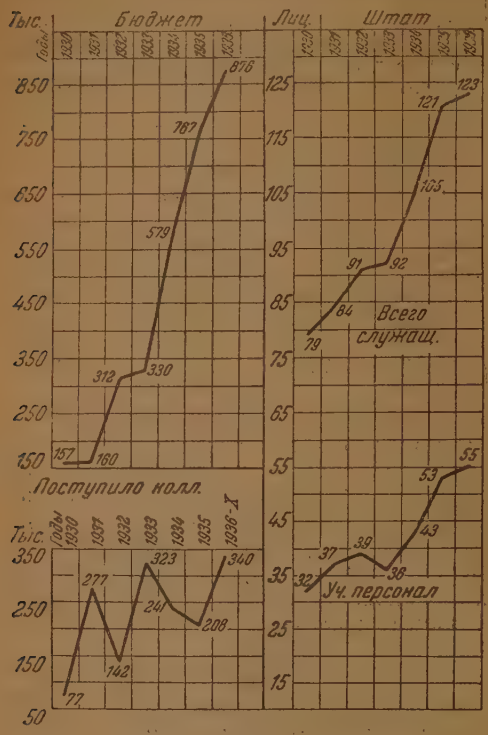
VII

Материальные средства, штаты и организационная система.

Что касается бюджета, то наш бюджет в 1936 г. сравнительно с 157 000 руб. 1930 г. вырос почти в 5 раз. Мы имеем сейчас больше 850 000 руб.,— увеличение, казалось бы, грандиозное, но это нужно

понимать с большим количеством ограничений, так как прежде хозяйством мы не ведали. Хозяйство вела сама Академия, а теперь, при бюджете в 850 000 руб., мы хозяйство ведем сами, чиним дом, топим его, и очень большие суммы уходят из этих денег на самый дом и на самое хозяйство.

Бюджет наш определенно недостаточен, особенно нехватает денег на экспедиции. При бюджете в 850 000 руб. на каждого из наших ученых (57) приходится не более 15 000 руб., а, например, в Полярном институте рыбного хозяйства и океанографии в Мурманске на каждого из 40 ученых приходится по 55 000 руб.; и сколько ни ссылаться на полярные условия, разница все же получается громадная.



Рост бюджета и штатов ЗИН по годам

Штаты за эти 5 лет увеличились у нас с 79 до 123 чел., штаты ученых—с 31 до 55 чел. Тем не менее все-таки ряда специалистов у нас нехватает; но особенно нехватает научно-технического персонала. У нас на 57 ученых имеется только 29 препараторов, причем препараторы настолько заняты хранением наших громадных коллекций, что ученым помогать они могут не особенно много.

За эти годы была произведена реорганизация Института. Раньше у нас было 12 отделов. Теперь наш ЗИН распадается на 4 основных отдела: отдел наземных позвоночных, которым заведывал Б. С. Виноградов, а после него сейчас заведует А. Я. Тугаринов; отдел наземных беспозвоночных, которым заведует А. Н. Кириченко; отдел гидробиологии, которым заведывал сначала В. М. Рылов, а теперь заведует В. И. Жадин, и отдел паразитологии, которым заведует Е. Н. Павловский. Заведующие этими отделами являются основными помощниками директора ЗИН во всей научной и хозяйственной жизни Института.

Табл. 6 и график наглядно представляют нам рост бюджета и штатов по годам.

VIII

Заключение

Чтобы не задерживать вашего внимания, я думаю на этом кончить. Я полагаю, что размах и основное направление работы нашего

Таблица 6

Штаты Зоологического института Академии Наук СССР

Годы	1930	1931	1932	1933	1934	1935	1936
Директор	1	1	1	1	1	1	1
Зам. директора	—	—	—	—	1	1	1
Ученый секретарь	—	—	1	1	1	1	1
Старшие зоологи	10	10	10	11	14	16	16
Зоологи	11	11	11	10	12	15	16
Научн. сотрудн. I разряда	7	10	11	11	12	17	18
» » II »	3	5	5	2	2	2	2
Ученый персонал, всего	32	37	39	36	43	53	55
Научно-технич. персонал	22	22	22	27	27	28	29
Итого	54	59	61	63	70	81	84
Пом. дир. по адм.-хоз. части	—	—	1	1	1	1	1
Экскурсоводы	2	2	4	4	3	3	3
Канцелярия и бухгалтерия	3	3	5	5	5	6	5
Технический персонал	20	20	20	19	26	30	30
Всего	79	84	91	92	105	121	123
Аспиранты	—	10	14	13	10	5	7
Работающие по договорам	—	—	13	13	8	5	5
Библиотека	—	2	2	2	3	3	2
Сторонние специалисты	—	171	218	143	169	220	170

Института вам сейчас достаточно ясны и еще более будут ясны после того, как вы заслушаете доклады А. А. Штакельберга о работе над «Фауной СССР» и Е. Н. Павловского о работе экспедиций ЗИН. О качестве нашей работы вы будете судить, заслушав отчеты основных работников ЗИН; тезисы их докладов вам розданы.

Наши пожелания по линии административной сводятся к тому, что нам необходимо увеличить бюджет, увеличить штаты научно-технического персонала, получить возможность самостоятельной подготовки и проведения экспедиций. Кроме того, нам необходимо расширить наши возможности в смысле подготовки кадров. Сейчас Академия готовит только докторантов, но нам желательно было бы по некоторым дефицитным, как говорится, отделам иметь и простых, университетского типа, аспирантов. Мы сознаем, что нам необходимо усиление работ по экологической и теоретической тематике, которые у нас развиты недостаточно. Необходимо усилить темпы издания «Фауны СССР». Ведь всего мы должны описать около 100 000 видов. По 10 видов на лист, — получается 10 000 печ. листов, а мы за 2 года напечатали только 132 листа. При таких темпах мы не сумеем закончить это издание в 15 лет, как предполагалось.

Нам необходимо иметь наше московское отделение. Я уже говорил в ряде заседаний, что часть наших сотрудников — 5 человек — по семейным и другим обстоятельствам живет и работает в Москве. Необходима рабочая площадь для них и необходимо через них наладить личную связь ЗИН со всей Академией в Москве. Мы живем в Ленинграде на отлете, а таким большим учреждением, как ЗИН,

руководить и заведывать на отлете — дело достаточно трудное. Вопрос о необходимости создания московского нашего отделения мне кажется совершенно ясным.

Нам необходимо увеличить нашу экспериментальную часть. У нас сейчас кроме 4 отделов имеется еще экологическая лаборатория, но пока она недостаточно оборудована; более полно только по линии температуры.

Необходимо увеличение ассигнований на библиотеку.

Полагаю, что, заслушав все наши доклады, вы вынесете резолюцию, которая выяснит наши положительные и отрицательные стороны, поддержит одно, откинет другое, укажет третье и тем поможет нам в нашей органической работе на строительстве социализма в СССР.

S. A. SERNOV. THE ZOOLOGICAL INSTITUTE OF THE USSR ACADEMY OF SCIENCES IN THE PERIOD 1931—1936

SUMMARY

The communication presents a report on the work of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR in the period from 1931 to 1936.

In its main lines the work of the Institute was divided into 4 problems with 13 themes.

The first and principal problem has been to complete our knowledge on the fauna of USSR, i. e. to study the evolutionary systematics, morphology, history and geography of the animals of USSR from the point of view of their systematical and regional distribution, and likewise a study of the separate systematic groups of the world fauna. This, the greatest and principal of our problems, includes 7 subjects. They are:

1) The compilation and publishing of a summary in many volumes of the «Fauna of USSR». A special communication on this subject will be made by A. A. Schtakelberg, therefore I will say nothing more on the subject.

2) History of the fauna of the USSR.

3) The Land fauna of the insufficiently known regions of the USSR which are being investigated.

4) The Aquatic fauna of separate regions of the USSR.

5) A study of the biocomplexes of land animals in USSR.

6) The biological productivity of the marine and continental waterbasins and reservoirs in USSR.

7) A study of the biological characters, indicators in the waterbasins for an elaboration of a method to obtain industrial prognoses.

These 7 subjects belong to our first essential problem.

Our second problem belongs to the question interesting the entire Academy: the raising of the yield of cereals and other agricultural crops in so far as the working out of this problem lies within the province of our Institute, i. e. the question concerning the systematics, zoogeography, biology and ecology of those groups of animals, which are injurious or useful for the said cultures. This includes the following themes and programmes.

8) To draw up zoogeographical maps of noxious insects in USSR.

9) To elucidate the specialization, as to the nutrition, of herbivorous insects and other unvertebrates.

10) A study of the insects fertilizers and of the possibilities of intensifying their activity in order to increase the yield of seeds and fruit in the entomophylic cultures in USSR. This is a new theme which we have just begun to work out.

Our third problem is also of a general academic interest; it treats of raising the level of livestock-breeding in the section which the Zoological Institute can work out. It includes the following questions:

11) A study of wild species closely related to domestic animals of the Sovjet Union, in order to find the means of domesticating them and of crossing them with the latter for an amelioration of the domestic species.

12) The dynamics of parasitocoenoses and the processes of formation of species in parasites as connected with their conditions of existence.

Finally the last fourth problem.

«The protection of the workers' health». Here we have the theme:

13) «The zoological bases of measures for fighting the diseases of man, due to parasites». A special communication on this question will entirely explain the scope of the subject (See below the communication of E. N. Pavlovskij).

Further on page 1121 are briefly given the contents of the principal investigations carried out by the collaborators of the Zoological Institute in the course of the period from 1931 to 1936. On page 1129 we find briefly resumed the results of the Faunistic Conference of 3—8 II 1932 and of the Limnological Conference of 31 V — 1 VI 1934. On page 1131 the thematical distribution of 63 scientific meetings of the Institute during the period from 1932 to 1936 with 138 communications.

The themes of different works published by the Institute (888 sheets altogether for 1932—1936) can be clearly seen from the table on page 1132.

The library of the Zoological Institute possesses about 90 000 library (bibliographic) units with an annual increase of about 500; in exchange of editions it sends out 665 copies of different editions of the Zoological Institute, 428 of this number being sent abroad.

The number of the outside specialists that have worked in the Institute from 1931 to 1936 is expressed by the following figures 171—218—143—160—220—170.

The list of collections received is given on page 1136.

For the growth of the budget and staff see the tables on page 1138.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Б. С. ВИНОГРАДОВ

РАБОТЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АКАДЕМИИ НАУК ПО ИЗУЧЕНИЮ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СРЕДНЕЙ АЗИИ

Зоологическим институтом за последние 5 лет выполнена значительная работа по организации планомерного изучения фауны млекопитающих Средней Азии путем организации специальных экспедиций и опубликования ряда работ. Автор кратко перечисляет экспедиции ЗИН в Среднюю Азию за 1929, 1930, 1931, 1932, 1933, 1934, 1935 и 1936 гг. и указывает, что основными результатами этих исследований было выяснение общей картины видового состава, распространения, условий обитания и экономического значения млекопитающих обследованных территорий.

Настоящее сообщение является кратким дополнением к докладу Е. Н. Павловского об экспедиционной работе Зоологического института, сделанному им на декабрьском совещании по зоологическим проблемам, и посвящено произведенным за последнее время названным институтом исследованиям по млекопитающим на территории среднеазиатских республик.

Эта территория привлекала внимание работников ЗИН по ряду причин; в частности, те своеобразные условия существования животных, которые столь характерны для пустынь Средней Азии и с которыми связаны замечательные приспособления в организме обитающих здесь животных, создавали благоприятную обстановку для изучения вопросов адаптации. Значительный интерес представляло также изучение генезиса фауны пустынь, имеющей, повидимому, своим источником целый ряд разнородных в зоогеографическом отношении территорий. Фауна Средней Азии представляла также значительный интерес с точки зрения экономики народного хозяйства, в частности использования промысловых млекопитающих, борьбы с вредителями сельского хозяйства, вопросов освоения пустынь и т. д. Кроме того, нами был выполнен ряд исследований совместно с паразитологическим отделением Института по линии комплексного изучения переносчиков паразитов человека и сельскохозяйственных животных.

Необходимо также указать, что мы считали своей обязанностью использовать то богатое наследие, которое получил ЗИН в виде коллекций от первых исследователей фауны Средней Азии — Лемана, Северцова, Зарудного и др. Для обработки этого материала

требовались дополнительные сборы коллекций и непосредственное ознакомление с условиями существования животных на территории Средней Азии. Эти коллекции, остававшиеся неиспользованными до недавнего времени, в настоящее время обработаны, и значительная часть результатов их изучения уже опубликована.

Основными задачами наших исследований являлось изучение видового состава млекопитающих, их распространения, условий обитания, образа жизни и экономического значения.

На первом этапе наши исследования носили преимущественно маршрутный рекогносцировочный характер. Первая экспедиция в Узбекистан в 1929 г. была организована на средства Наркомзема Узб. ССР и имела своей основной задачей изучение вредных в сельском хозяйстве грызунов Узбекистана. Маршрут этой экспедиции охватил значительное количество пунктов от Самарканда и Бухары на юг до Термеза и границ Таджикистана. В следующем, 1930 г. Наркомзем Узб. ССР предложил нам продолжить эти работы, отпустив более значительные средства на эти работы, которые были еще более усилены ассигнованиями Академии Наук, что позволило нам в этом году работать в Узбекистане двумя отдельными отрядами под общим руководством Б. С. Виноградова. В том же 1930 г. К. К. Флеровым в составе паразитологической экспедиции велись работы в Туркмении в долине Мургаба. В 1931 г. также в составе паразитологической экспедиции В. М. Громовым велись маммалиологические исследования в Западном Копет-Даге. В 1932 г. М. П. Розановым в составе экспедиции Н. П. Горбунова был совершен большой маршрут по Памиру и произведено обследование этой территории в фаунистическом отношении, а К. К. Флеровым и Б. М. Громовым в том же году в составе паразитологической экспедиции были выполнены исследования в Южном Таджикистане.

Второй этап наших исследований начался в 1934 г., когда удалось организовать более углубленные и более планомерные исследования маршрутно-стационарного характера, причем наши работы были распространены также на птиц, рептилий и насекомых. В 1934 г. в составе Туркменской комплексной экспедиции были организованы 4 зоологических отряда, исследованиями которых были охвачены оставшиеся почти неизученными территории Западной Туркмении: Большие Балханы и Западный Копет-Даг, Туаркырский, Южно-Усть-Уртский районы, а также Керкинский район Восточной Туркмении. Работы всех отрядов выполнялись по общему тематическому плану и под общим руководством Б. С. Виноградова. В том же году Б. С. Виноградовым была совершена экспедиция на Балхаш. В 1935 г. в составе Туркменской экспедиции продолжались начатые в предыдущем году зоологические исследования 2 отрядами, один из которых под руководством Г. П. Адлерберга обследовал значительную часть территории Копет-Дага, а другой — под руководством М. П. Розанова обследовал территорию юго-восточных Кара-Кумов в пределах Серахского и Кушкинского районов; одной из специальных задач последнего отряда явилось изучение распространения и экологии сохранившегося здесь до настоящего времени кулана. В том же году Б. С. Виноградовым была совершена кратковременная поездка в Семиречье, где он работал в окрестностях г. Алма-Ата и Илийска.

В 1936 г. работы в Средней Азии ЗИН не производились вследствие отказа со стороны Совета по изучению производительных ресурсов АН в необходимых для этого ассигнованиях.

В результате произведенных с 1929 по 1935 г. исследований нами опубликовано и сдано в печать свыше 20 работ по млекопитающим Средней Азии, из которых необходимо отметить следующие: «Определитель грызунов Средней Азии» Б. С. Виноградова, «Обзор грызунов Средней Азии» Б. С. Виноградова, А. И. Аргиропуло и В. Г. Гептнера, сводку по млекопитающим Таджикистана Б. С. Виноградова, Е. Н. Павловского и К. К. Флерова, работы по экологии тушканчиков Б. С. Виноградова и А. И. Аргиропуло, работы К. К. Флерова по копытным Средней Азии, в частности по систематике и экологии бухарского оленя, эколого-фаунистические работы К. К. Флерова и того же автора совместно с И. М. Громовым по долине Мургаба, Вахша, Сумбара и Чандыря, сводку по млекопитающим Больших Балханов Б. С. Виноградова и Г. П. Адлерберга, а также по млекопитающим Копет-Дага Г. П. Адлерберга, по млекопитающим Памира М. П. Розанова, обзор млекопитающих Памира того же автора, очерк промысловых зверей и птиц Копет-Дага Афанасьева и др.

Основными результатами выполненных нами исследований являются следующие.

В настоящее время видовой состав млекопитающих Средней Азии является в основном выясненным, хотя еще в недавние годы нам и другим исследователям пришлось описывать с этой территории не только хорошо дифференцированные новые виды (*Allactaga severtzovi* Vinogr., *Microtus bucharensis* Vinogr.), но даже своеобразные роды (*Eremodipus lichtensteini* Vinogr., *Paradipus ctenodactylus* Vinogr.). В результате произведенных работ удалось также уточнить систематическое положение целого ряда видов и наметить их родственные связи по отношению к другим видам и группам млекопитающих, в частности тонкопалого суслика, афганской слепушенки, пластинчатозубой крысы, тушканчиков, бухарского оленя и др., особенно неожиданной оказалась близость тонкопалого суслика к африканским земляным белкам (*Xerinae*) и резкая его обособленность от сусликов Палеарктики.

Нашими исследованиями был выяснен также ряд вопросов изучения распространения млекопитающих Средней Азии, в частности выяснены ареалы распространения большинства видов и произведен зоогеографический анализ фауны различных территорий, в частности Копет-Дага, Балханов, Таджикистана, Памира и др.

Значительное внимание было уделено также выяснению характеристики мест обитания среднеазиатских млекопитающих и выяснению их связи с окружающей средой. По целому ряду видов сделаны наблюдения над их образом жизни, насколько это позволяла кратковременность полевого периода ежегодных исследований; в частности особый интерес представляют наблюдения над куланом, бухарским оленем, горными баранами и козлами, тушканчиками, тонкопалым сусликом и др.

В число основных задач наших исследований в Средней Азии была включена также разработка различных вопросов экономического значения млекопитающих; в частности значительное внимание было уделено изучению вредных в сельском хозяйстве грызу-

нов. В результате произведенных исследований было выявлено на территории Средней Азии 30 видов грызунов, вредящих сельскому хозяйству, в частности зерновым, огородно-бахчевым, плодовым, техническим культурам, складочным помещениям, оросительной системе, пескоукрепительным растениям и пр. Кроме того, в тесном контакте с паразитологическим отделением ЗИН был выполнен ряд исследований по млекопитающим — переносчикам болезней и паразитов человека и сельскохозяйственных животных. По промысловым млекопитающим специальные исследования производились в Копет-Даге, дающем около 20% всей добываемой в Туркмении пушнины (А. В. Афанасьев); в результате этих исследований были намечены мероприятия по рационализации промысла и охране промысловых зверей. В промысловом отношении были обследованы также Большие Балханы в Западной Туркмении. В тех же районах намечены территории для организации заповедников, о чем поданы докладные записки в соответствующие правительственные органы. Подобные же шаги были предприняты по отношению к охране кулана в Бадхызе (Юго-восточная Туркмения).

В числе существенных результатов экспедиций в Среднюю Азию следует отметить также сбор обильных коллекционных материалов, составляющих в общей сложности несколько тысяч экземпляров. Нашими экспедициями сделаны также обильные серии фотографий живых животных и мест их обитаний; необходимо отметить также большое количество прекрасных цветных и штриховых рисунков животных, сделанных в Средней Азии К. К. Флеровым.

Перспективы дальнейших исследований ЗИН в Средней Азии представляются в таком виде.

Одной из ближайших очередных задач исследований должна явиться ликвидация «белых пятен» на фаунистической карте Средней Азии путем организации специальных экспедиций в оставшиеся неизученными или слабо изученные районы, в частности в Центральные Кара-Кумы и Кизыл-Кумы, в низовья Аму-Дарьи, на юго-восточное побережье Аральского моря, Усть-Урт, низовья Атрека, горные районы Узбекистана и Таджикистана и др. Наряду с этим должны быть организованы углубленные эколого-фаунистические стационарные исследования в различных пунктах Средней Азии с охватом всего годового цикла; эти исследования должны производиться в самом тесном контакте с задачами хозяйственного строительства в Средней Азии. В ближайшие же годы необходимо приступить к изданию тщательно разработанных обширных сводок по фауне Средней Азии.

Одним из необходимых условий для развития дальнейших работ в Средней Азии является предоставление Зоологическому институту специальных средств для этой цели и независимость его в этом отношении от Совета по изучению производительных ресурсов, который не может обеспечить проведение плановых фаунистических исследований на территории Средней Азии.

B. S. VINOGRADOV. WORKS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE ON THE STUDY OF MAMMALS OF MIDDLE ASIA

SUMMARY

1. Zoological Institute has fulfilled during the last 5 years a considerable work on the organization of systematic study of fauna of Mammals of Middle Asia (Turkestan) by means of organization of special expeditions and publication of a series of works on the fauna of Middle Asia.

2. First expeditions of Zoological Institute to the Middle Asia had a character of general ecologo-faunistic investigations. In 1929 the middle-asiatic expedition of the Zoological Institute has investigated a considerable part of southern Usbekistan from Samarkand and the city Bokhara to Termez and boundaries of Tadjikistan; in the year 1930 the works in these regions were continued to a larger extent and else a considerable part of Ferghana was investigated; in the same year was fulfilled a preliminary investigation of the fauna of south-eastern Turkmenia in the limits of the valley Murgab; in the year 1931, in western Turkmenia (Karakalinsky region); in the year 1932, on Pamir and in southern Tadjikistan. The enumerated investigations were done in a full contact with a series of local institutions and partly on their means.

3. The chief results of these investigations was the study of the complex of species and their systematic relationships, their distribution, habitat, and of the economic importance of mammals of the investigated territories.

4. Owing to accumulation of general data on fauna of Middle Asia in consequence of the works of preceding expeditions, since 1934 it has become possible to proceed to a more broad and systematic study of fauna of Middle Asia. In this year, on the basis of a unified plan worked out by the Zoological Institute, were developed investigations by four parties of explorers in nearly unknown regions of western Turkmenia (Great Balkhany Mts, western Kopet-Dag Tuarkyrsky region, southern Ust-Urt region) and in eastern Turkmenia (Kerkinsky region).

5. Since 1935 to the works of the Zoological Institute in Middle Asia was attached a still more thorough character, and in this year it has become possible to realize a rather detailed ecologo- faunistic investigation of Kopet-Dag and of almost completely unexplored regions of southeastern Turkmenia in the limits of Serahsky and Kushkinsky regions and to perform a series of interesting observations about one of the most valuable and rare mammiferous in Middle Asia — *Equus hemionus*.

6. Of the up to now published works on Mammals of Middle Asia the following are to be mentioned: «Key to Rodents in Middle Asia» (Vinogradov, 1930), «Rodents of the Middle Asia» (Vinogradov, Argyropulo and Heptner, 1936). These works are the first summaries of data on one of the least investigated and having a great economic importance groups of mammals — Rodents. In a series of other works there are worked out separate details concerning systematics, ecology and distribution of separate groups of this order, in particular a series of works of Argyropulo on mice, rats and hamsters of Middle Asia, 2 works of Vinogradov and Argyropulo on the ecology of Gerboas of Middle Asia, 2

works of Vinogradov with a description of two new peculiar Gerboas from Middle Asia (*Paradipus ctenodactylus* and *Eremodipus lichtensteini*), work of Adlerberg on the systematics of boars of Middle Asia, works of Flerov and of the same author together with Bobrinsky on systematics and ecology of Middle asiatic deer, monograph of Vinogradov on Gerboas of USSR (Fauna of USSR) and others. In addition to this is published a series of ecologo-faunistic works on separate territories of Middle Asia, in particular «Mammals of Tadjikistan» by Vinogradov, Pavlovsky and Flerov; this book is a first summary about an almost unexplored territory of Tadjikistan. It is also necessary to notice works on mammals of Pamir by Vinogradov and particularly Rosanov, who has performed an extensive line of route on Pamir and has done there a series of interesting observations, the work of Flerov on mammals of the valley of Murgab, «Ecological Sketch of Mammals of the Valley of Vahsh» by Flerow and Gromov, «Mammals of the Valleys of Sumbar and Chandyr» by the same authors. At the present time are in the press a summary of Vinogradov on mammals of Great Balkhany Mts (Western Turkmenia), work of Rosanov on Mammals of south eastern Kara-Khum Desert. Afanasiev on fur-bearing mammals of Kopet-Dag and others.

7. Further investigations of the Zoological Institute must comprise all region of middle Asia which remained unexplored at all or feebly explored in particular central parts of Kara-Khum and Kysyl-Khum Deserts, lower course of Amu-Daria river, the valley of Atrek river, eastern Turkmenia, mountainous regions of Usbekistan and northern Tadjikistan. At the present time it is also necessary to begin detailed ecological investigations on the territory of Middle Asia particularly comprising the winter period.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Б. К. ШТЕГМАН

ОСНОВЫ ОРНИТОГЕОГРАФИЧЕСКОГО ДЕЛЕНИЯ ПАЛЕАРКТИКИ

До сих пор принятый метод зоогеографического районирования, основанный на делении территорий при помощи линейных границ, является чисто формальным. Выдвигаемый в этой статье метод, основанный на изучении отдельных типов фауны, объединяемых общностью происхождения и расселения, дает картину динамики фауны и одновременно связывает зоогеографию с экологией: принимаемые типы орнитофауны Палеарктики в значительной мере соответствуют ландшафтным зонам этой области.

Главнейшей целью зоогеографии является установление закономерностей в распространении животных и зависимость их от современных и исторических факторов. Изучением этой зависимости занимается экологическая и историческая зоогеография. Несколько обособленное положение занимает до сих пор другой отдел зоогеографии, так называемое зоогеографическое районирование, стремящееся очертить границы различных фаун земного шара и нанести эти границы на карты. Со времен Склэтера и Уоллеса, когда были установлены основные зоогеографические области земного шара, эта наука чрезвычайно развилась. Многочисленные авторы детализировали зоогеографическое районирование областей, в результате чего, например, Палеарктическая область ныне разделена на подобласти, провинции, подпровинции, округа и участки. В данное время мы уже имеем ряд зоогеографических карт, дающих определенное представление о разнообразии и о распространении различных фаун Палеарктики.

Следует, однако, отметить, что за полстолетия существования зоогеографическое районирование в отношении методики работы принципиально не изменилось. Для разделения какого-нибудь района всегда берут списки животных из разных местностей и, найдя между какими-нибудь из них более или менее заметное различие, проводят между соответствующими местами зоогеографическую границу, обычно в виде линии. Конечно, в реальности границы, выраженной в списках, сомневаться не приходится, но вышеуказанный способ изображения ее на картах формален и грубо схематичен. В давние времена, когда вся биогеография еще была в зачатке, такой способ являлся единственно возможным и для разделения земного шара в первом приближении, т. е. на области, он, несомненно, сыграл важнейшую роль. Ныне же он также, несомненно,

устарел, так как, будучи чисто формальным, не может отобразить данных экологической и исторической географии животных. Более того, пользуясь до сих пор принятым способом зоогеографического районирования (который известный географ Гессе назвал «статистической зоогеографией»), можно легко впасть и в грубые ошибки.

Так, например, на недавно опубликованной зоогеографической карте Палеарктики фауна высокогорья Тибета отнесена к китайской фауне. На самом же деле высокогорно-пустынная фауна Тибета весьма своеобразна (хотя и бедна), главное же, чрезвычайно непохожа на фауну тепло-умеренных и подтропических лесов Китая. Как же объяснить такое противоестественное соединение? Дело в том, что восточная и юго-восточная части Тибетского нагорья прорезаются глубочайшими долинами ряда рек (Желтой, Голубой, Меконга и их притоков). По этим долинам элементы китайской фауны глубоко внедряются в пределы Тибета вместе с древесной растительностью китайского типа. Таким образом, мы здесь имеем существование рядом двух совершенно различных фаунистических комплексов в соответствии с наличием различных экологических условий. Если же не обратить на указанное внимания и взять лишь общий для всего Тибета фаунистический список, то элементы весьма богатой китайской фауны будут преобладать над элементами бедной тибетской фауны. Следовательно, Тибет «по большинству голосов» будет отнесен к Китаю.

Приведем другой пример ошибок, происходивших при до сих пор применяемых методах зоогеографического районирования. При основном делении Палеарктики почти всеми зоогеографами выделяется Северная, или Европейско-сибирская, подобласть, представляющая собой явно противоестественное соединение самых гетерогенных фаунистических комплексов. Сюда входит зона тундры, весьма с нею несходная зона бореальных лесов и часть зоны степей. Спрашивается, какое сходство может быть между животным населением трех столь различных в экологическом отношении зон? Ответ заранее ясен — никакого.

Следует еще отметить, что при делении какой-нибудь области на мелкие участки и при необходимости соподчинения зоогеографических единиц всегда получаются досадные расхождения с действительностью. Так, например, два участка, весьма между собой близкие, но находящиеся на границе между двумя подобластями, могут оказаться подчиненными различным подобластям. И это будет не исключительный случай, а правило: участки, окаймляющие границы между подобластями, в большинстве случаев между собой весьма близки, ибо действительно резких зоогеографических границ мы почти не имеем.

Исходя из этого последнего неудобства, некоторые зоогеографы изображали свои границы на картах не в виде резких линий, а растушеванными. Такие карты более правильно отображают расплывающиеся зоогеографические границы, но по существу мало отличаются от ранее упомянутых. К тому же они не допускают уточнений, т. е. деления на мелкие зоогеографические единицы.

Итак, мы видим, что до сих пор практикуемые методы нанесения зоогеографического районирования на карты устарели. Чувствуется настоятельная необходимость в новых методах, способных

в какой-нибудь степени отразить современные данные экологической и исторической географии.

Для понимания следующих рассуждений необходимо помнить важнейший, хотя и общеизвестный факт, а именно, способность всех животных к расселению и к миграциям. При этом следует иметь в виду, что расселение обычно происходит по линии наименьшего сопротивления, т. е. вновь населяются места, в экологическом отношении близкие к исходному ареалу данного вида. Приспособление же к совершенно новым экологическим условиям, несходным с первичными, происходит лишь с большим трудом и далеко не при всех обстоятельствах. Результатом упомянутой закономерности является то, что в любой местности, обладающей резко различными биотипами, могут оказаться элементы фаун совершенно разного происхождения, иначе говоря, элементы фауны одного типа и происхождения, имеющие свой главный ареал в одной местности, могут, следуя подходящим биотипам, быть вкрапленными в ареал господства другого фаунистического типа.

Первым из орнитологов обратил внимание на это интересное явление проф. Штреземан (Prof. Dr. E. Stresemann), установивший в 1922 г., что орнитофауна альпийской зоны европейских гор совершенно чужда основному комплексу европейских птиц, но обнаруживает теснейшую связь с орнитофауной Центрально-азиатского нагорья, происходя, несомненно, от нее. Впоследствии, в 1928 г., покойный акад. Петр Петрович Сушкин в блестящем докладе на Всесоюзном съезде зоологов доказал единство орнитофауны всех высокогорных областей северного полушария. Наибольшее развитие и богатство форм высокогорная орнитофауна имеет на Тибетском нагорье и окружающих хребтах. Здесь же имеется много эндемических видов. В дальнейшем орнитофауна альпийской зоны как бы растекается по хребтам Азии и Европы, становясь по мере удаления все беднее и беднее. Отдельные виды даже переходят в Америку и населяют Скалистые горы до Калифорнии. Таким образом элементы единой высокогорной орнитофауны, сформировавшейся, вероятно, в центральной Азии, рассеялись, следуя альпийской зоне гор, по всей Палеарктике, сделав фауну многих округов и участков гетерогенной.

Однако такое вкрапление элементов одного типа в местность, занятую чуждым типом фауны, происходит не только при наличии резкой вертикальной зональности, но весьма часто и на одной плоскости. Занимаясь в течение ряда лет изучением орнитофауны Сибири, я был заинтересован происхождением и историей развития наиболее важного для этой страны ландшафта и биокомплекса, а именно тайги. В процессе моей работы выяснилось, что орнитофауна тайги, на всем ее громадном протяжении через Европу и Азию, единая, являясь, в зависимости от мест, лишь более богатой или бедной. Наиболее богатой и ярко выраженной оказалась орнитофауна тайги в Восточной Сибири: здесь имеется наибольшее богатство таежных видов, причем многие из них для Восточной Сибири эндемичны. Другие виды, выходя за пределы Восточной Сибири, распространены более или менее далеко на запад через зону бореального хвойного леса. Так, например, некоторые идут до Уральского хребта, другие до Печоры, Северной Двины, Финляндии и, наконец, до Скандинавии, где количество типичных

для тайги птиц уменьшилось против Восточной Сибири уже в $2^1/_2$ раза.

Южная граница распространения большинства таежных птиц совпадает с южной границей более или менее сплошного распространения ели, пихты или лиственницы. В полном соответствии с особенностями рельефа и климата многие таежные виды распространены через всю Восточную Сибирь до ее южных границ, переходя местами даже в Северную Монголию (Кэнтей, Хангай), в низменной Западной Сибири занимают по преимуществу северные и средние части, в Европе же ограничиваются полосой на Крайнем Севере. Такая своеобразная граница распространения по «диагонали» повторяется многими видами, проходя лишь то больше к юго-западу, то больше к северо-востоку. Вследствие этого в северо-восточном углу Европы, в Печорском крае, скопилось наибольшее для этого континента количество таежных, сибирских видов птиц. Это было давно еще отмечено английским орнитологом Сибомом, назвавшим данный край «Siberia in Europe».

Таково в общих чертах распространение таежных птиц на севере Евразии. Далее к югу, в горах Средней Европы, хвойный лес после перерыва появляется опять, но уже в виде высотной зоны. И вместе с ним появляются опять некоторые из таежных видов птиц, притом именно из тех, которые в бореальной полосе дошли до крайнего запада, т. е. до Скандинавии. Приблизительно половина видов, распространенных до Скандинавии, встречается в Карпатах и Альпах с их предгорьями, некоторые (правда, немногие) доходят даже до Пиренеев, образуя здесь самый юго-западный форпост тайги. Далее, ряд элементов фауны тайги мы встречаем на Тян-Шане и, наконец, некоторые виды в горах Западного Китая (Ганьсу, Сычуань, Кам) и даже в Гималаях.

Исходя из только что описанных особенностей распространения птиц тайги, можно было бы предполагать, что орнитофауна Северной Европы значительно беднее орнитофауны Сибири. На самом же деле мы ничего подобного не наблюдаем. Немногочисленность чисто таежных видов, распространенных до европейской тайги, вполне возмещается присутствием здесь других видов, видов совсем другого происхождения и не типичных для тайги.

К какому же фаунистическому комплексу принадлежат эти виды? Если мы обратимся к орнитофауне Западной Европы, то увидим, что здесь господствуют виды, типичные для широколиственного леса. Хотя эти виды тоже дендрофильные, но не имеют никакого отношения к видам таежной фауны, давая в своем распространении как бы негативное изображение распространения последних. Некоторые из этих видов европейского типа эндемичны для Западной Европы, другие проникают более или менее далеко по Украине. Как известно, крайняя граница широколиственных древесных пород проходит приблизительно от Ленинграда к Уфе и Южному Уралу и приблизительно так же проходит граница распространения целого ряда видов европейских птиц. Другие виды данного типа выходят более или менее за пределы произрастания широколиственных пород, например, на север до Петрозаводска или даже до Архангельска или на восток до Зауралья. Западносибирская березовая лесостепь в основном населена еще европейскими птицами, между тем как далее к северу, в тайге, европейские виды встречаются

в несравненно меньшем количестве, уступая в численности таежным видам. Югом же Сибири проходит некоторое количество видов европейского типа даже за Енисей, до Иркутска, Южного Байкала и даже Южного Забайкалья. Характерно, что в этих местах ареал европейских видов протянулся узкой лентой, частью прерывающейся вдоль лесостепи Южной Сибири, где еще местами встречаются реликты некогда процветавшего широколиственного леса. Это нас укрепляет в мнении, что данные виды, хотя распространены далеко на восток, в основе относятся к комплексу европейских видов.

Таким образом, мы видим, что Северная Европа населена разными фаунистическими элементами сибирско-таежного типа и типа европейских широколиственных лесов. Наслоение двух типов фауны и отсутствие эндемичных форм указывают на то, что современный ландшафт здесь является недавним. И действительно, нам известно, что Северная Европа в четвертичном периоде сплошь оледеневала и лишь после конца ледникового периода была постепенно заселена древесной растительностью и сопутствующей ей фауной. Это произошло с двух сторон — с востока, откуда пришли элементы тайги, и с юго-запада, из страны преобладания смешанных и широколиственных лесов. Наличие в Северной Европе, в зоне тайги, птиц, связанных в основном своем распространении с широколиственным лесом, указывает на то, что в недавние времена здесь климат был теплее. На это же указывает то, что некоторые сибирские виды у нас на глазах распространяются все дальше на запад, европейские же виды в Южной Сибири, у восточной границы своего распространения, в большинстве случаев редки и спорадичны, т. е. ни в коем случае не процветают. С вышеуказанными соображениями сходятся и данные палеоботаники, по которым и в Европе и в Сибири после конца ледникового периода была эпоха более теплая, чем современная. Понятно, что ныне мы видим наступание тайги на широколиственный лес, причем виды птиц, связанные с широколиственным лесом, при отступании последнего частью отстали.

Области европейского широколиственного леса на Дальнем Востоке соответствует область так называемых манчжурских лесов. И здесь имеется своя весьма специфическая орнитофауна, являющаяся в бассейне Уссури и по среднему Амуру еще преобладающей. Многие виды этого типа распространены до северной границы распространения широколиственных пород деревьев, т. е. до верховьев и низовьев Амура. Однако, некоторые птицы манчжурского или китайского типа в своем распространении выходят за пределы широколиственного леса, населяя на большее или меньшее расстояние тайгу. Большинство этих видов весьма характерным образом населяет лишь самые южные части Восточной Сибири, вытягиваясь в своем распространении в виде тонкой ленты, частично разорванной, на запад. Как правило, эти виды так же, как и виды европейского типа, проникшие в те же места, редки и спорадичны. Лишь немногие формы китайского типа распространены на север, например до Якутска.

Таким образом, мы видим большое принципиальное сходство распространения орнитофауны европейского типа и китайской. Это распространение объясняется одними и теми же экологическими и историческими причинами и в свою очередь подтверждает данные

палеоклиматологии. Для распространения видов китайского типа необычайно показателен еще один момент: эти птицы, широко распространенные еще в Уссурийском крае, далее к северу и западу жмутся по речным долинам, населяя уремные леса, единственную стацию в пределах тайги, хоть сколько-нибудь напоминающую широколиственные леса.

Итак, мы видим, что вышеупомянутые три типа орнитофауны, господствующие каждый в своей резко обособленной области, обособленной как географически, так и экологически, в своем распространении частично перекрываются. При этом нигде не образуется переходных областей в буквальном смысле слова: в любой местности можно усмотреть различные наслоения фауны, которые не столь трудно расчленить. Это наслоение и взаимопроникновение гетерогенных фаун является основной закономерностью зоогеографии, и было бы весьма желательно отразить эту закономерность на картах. Мне кажется, что для изображения указанных закономерностей можно каждый из упомянутых типов фауны обозначить на карте особым цветом.[1] Местность, в которой один фаунистический тип безусловно господствует, закрашивается сплошь соответствующей краской. По мере внедрения элементов другого типа появляются среди первого цвета мазки другого цвета, которые по мере удаления от области господства первого типа становятся все чаще, пока, наконец, второй цвет не станет господствующим. При этом в равнинных местах наслоение различных фаунистических элементов изображено в виде мазков, расположенных по меридианам, между тем как в гористых местностях, где всегда имеется более определенная географическая приуроченность различных элементов, мазки расположены по направлениям хребтов. На данной карте мы видим, что зеленый цвет, обозначающий орнитофауну тайги, господствует в Восточной Сибири. В Южном Забайкалье мы видим отдельные мазки розового цвета, обозначающего элементы европейской орнитофауны. Эти мазки по направлению к западу становятся более частыми. Одновременно зеленый цвет постепенно убывает, так что в Северной Скандинавии уже начинает уступать розовому цвету и далее к югу постепенно исчезает, однако появляется опять в горах Центральной Европы, на Пиренеях, на Тян-Шане, в Ганьсу, Сычуане и Каме. Синий цвет, обозначающий китайский тип фауны, господствует в Китае, Японии, преобладает еще в Уссурийском крае, где, однако, вдоль хребта Сихоте-алин появляются уже мазки зеленого цвета. Далее к северу синий цвет ограничивается долиной Амура, выклиниваясь у его верховьях и устья, затем разбивается на отдельные мазки, более частые в Юго-восточной Сибири, более редкие далее к северу и западу, но доходящие все-таки до Алтая, Якутска и Камчатки.

Исходя из естественных группировок птиц, связанных общностью происхождения и истории, я установил для внетропических частей Старого Света 7 основных типов орнитофауны. Эти типы весьма самостоятельны и хорошо определяются также в экологическом отношении.

Серым цветом на карте обозначен ареал арктической фауны,

[1] Раскрашенная карта будет опубликована в «Фауне СССР», в выпуске, посвященном орнитогеографии Союза.

совпадающий с ареалом тундры. Фауна Арктики бедна, но чрезвычайно своеобразна и является единой для Старого и Нового Света. Так как ее нельзя подчинить ни Палеарктике ни Неарктике, то ее необходимо выделить в качестве самостоятельной фаунистической области — Арктической области. Судя по большому числу эндемических родов, орнитофауна Арктики в основном достаточно древняя; она, повидимому, сформировалась не позднее середины третичного периода, впоследствии, в ледниковую эпоху, обогатилась выходцами из монгольских степей, дифференцировавшимися большей частью лишь до степени близких видов. Распространенная на севере сплошной полосой арктическая орнитофауна далее к югу населяет альпийскую зону гор, доходя в отдельных элементах до Пиренеев, Балкан, Южного Урала, Тарбагатая и Хангая.

О распространении орнитофауны тайги было уже сказано. Здесь я добавлю лишь несколько слов об ее связях с другими фаунами. Комплекс таежных птиц среди Палеарктики весьма резко выделяется, но имеет явные родственные отношения с фауной бореальных лесов Неарктики. Не подлежит сомнению, что тайга Старого и Нового Света единого происхождения и, вероятно, что она начала развиваться в районе Берингова моря, притом раньше образования фауны тундры, т. е. еще в палеогене. Впоследствии, после длительного перерыва, между тайгой Старого и Нового Света, наладилась временно вторичная связь уже в четвертичном периоде, что повлекло за собой вторичный обмен между фаунами тайги Старого и Нового Света.

О распространении европейского типа фауны тоже уже было сказано. Следует, однако, добавить весьма важную его черту. Подобно фауне тайги, европейская фауна, населяющая в центре своего ареала сплошь низменности, далее к югу поднимается в горы. Таким образом, в Южной Европе и в Северной Африке среди господствующей средиземноморской фауны по горам появляется опять фауна широколиственного леса, почти ничем не отличающаяся от таковой Средней Европы. Европейскими же видами птиц по преимуществу населен и Кавказ, а также Талыш и северные провинции Персии. Главное отличие кавказской орнитофауны от южнорусской заключается в наличии на Кавказе ряда западноевропейских птиц. Для понимания этого явления следует вспомнить, что границы распространения видов европейского типа идут с северо-запада на юго-восток, соответствуя и флористическим границам. Тут же мы видим, что граница дуба идет, примерно, от Ленинграда к Уфе, между тем как граница бука тянется от Дании на юго-восток, через Крым и Кавказ. Наконец, следует еще отметить, что главная часть птиц горных лесов Средней Азии тоже относится к европейскому типу.

Средиземноморский тип фауны (изображен на карте красным цветом), связанный в основном с пустыней, степью и сухими кустарниками, господствует в Северной Африке, Передней Азии и Южной Европе, будучи роспространенным на север, в отдельных элементах до юга Англии, Германии, в большем количестве до Венгрии. В Средней Азии он тоже еще преобладает, но занимает, главным образом, низменности, обладающие более мягким климатом, чем горные части. Далее к востоку средиземноморская орнитофауна более или менее заметным образом представлена еще в Китайском

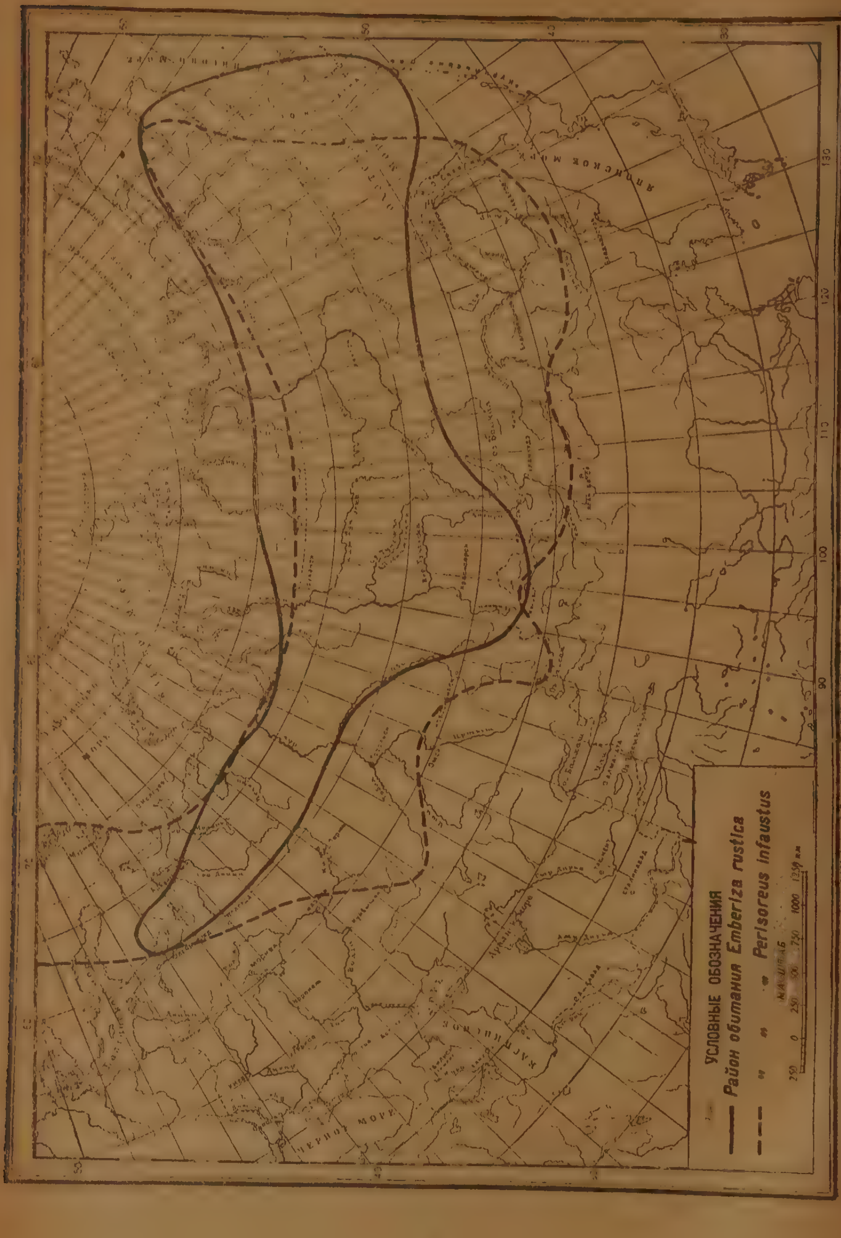
Туркестане, между тем как единичные элементы доходят до Восточной Монголии и Алашаня. Несколько слов о Средней Азии. Обычно принято эту страну выделять в качестве отдельной фаунистической провинции или даже подобласти. Анализ орнитофауны этого не подтверждает: здесь на самом деле имеется наслоение различных типов орнитофауны, из которых преобладающим является средиземноморский. Эндемизм же между птицами Средней Азии развит слабо, причем большинство эндемиков обнаруживает близкие родственные связи с группами, характерными для соседних типов орнитофауны.

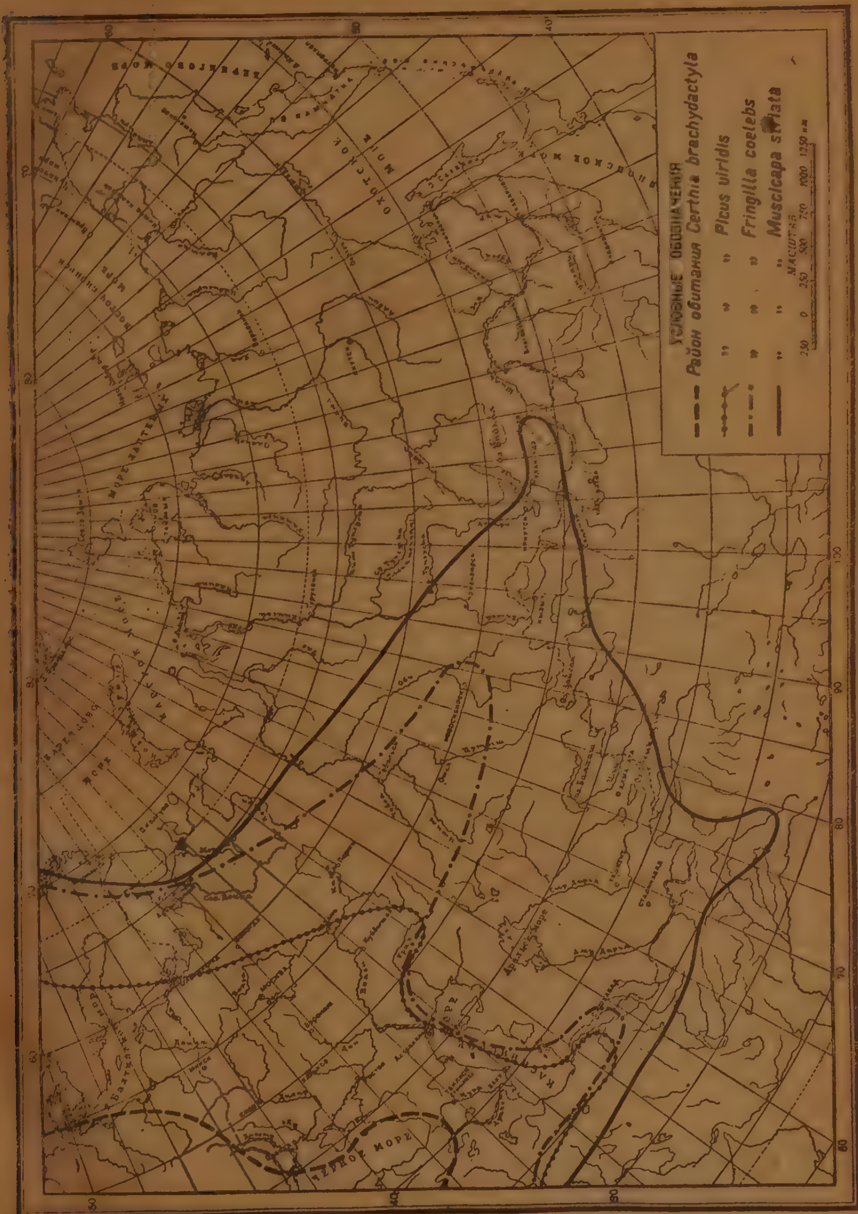
Монгольский тип фауны (обозначен на карте желтым цветом) представляет собой комплекс холодных нагорных степей и пустынь. Имея ряд форм, общих со средиземноморским типом фауны, монгольский тип все-таки резко отличается от него весьма своеобразным эндемизмом. Он безусловно господствует в Монголии и в Юго-западной Манчжурии, откуда отдельные виды проникают до Северной Манчжурии и вдаются глубоко в пределы Китая. В пределах Союза монгольский тип фауны преобладает в степях Юго-восточного Забайкалья. Далее, в Южной Сибири встречаются отдельные острова степи, населенные тоже элементами монгольской орнитофауны. Таковы, например, Нерчинская, Баргузинская, Братская степи, лесостепь под Минусинском и у Красноярска. В западном направлении элементы монгольского типа фауны в значительном количестве доходят до Средней Азии, немногие до Палестины и Египта, между тем как одна (*Buteo rufinus*) после перерыва встречается опять в Марокко и Алжире.

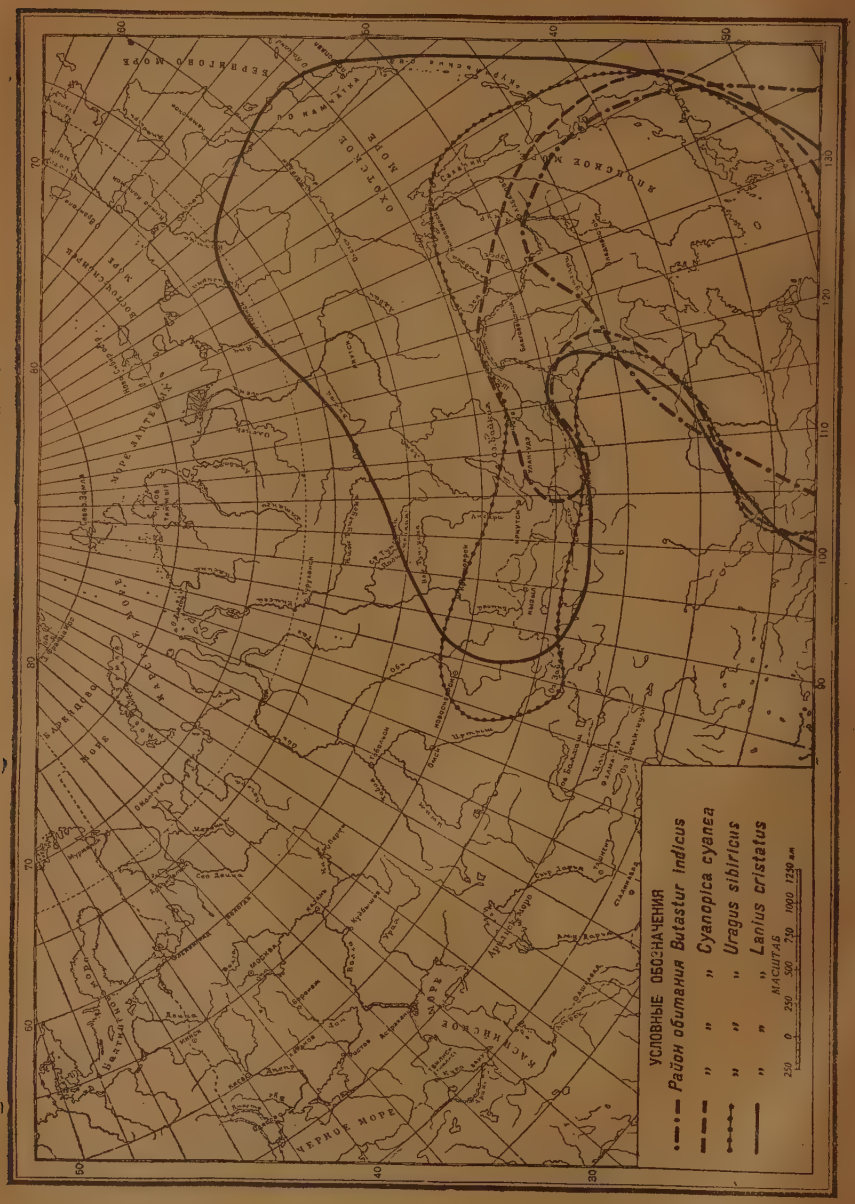
В некотором количестве элементы монгольского типа фауны населяют также западносибирские и восточноевропейские степи. Эти степи в основном населены элементами средиземноморского и монгольского типов, к которым по долинам рек и в лесостепных районах примешиваются многочисленные виды европейского типа. Во всяком случае южнорусские степи не имеют своих эндемичных видов птиц.

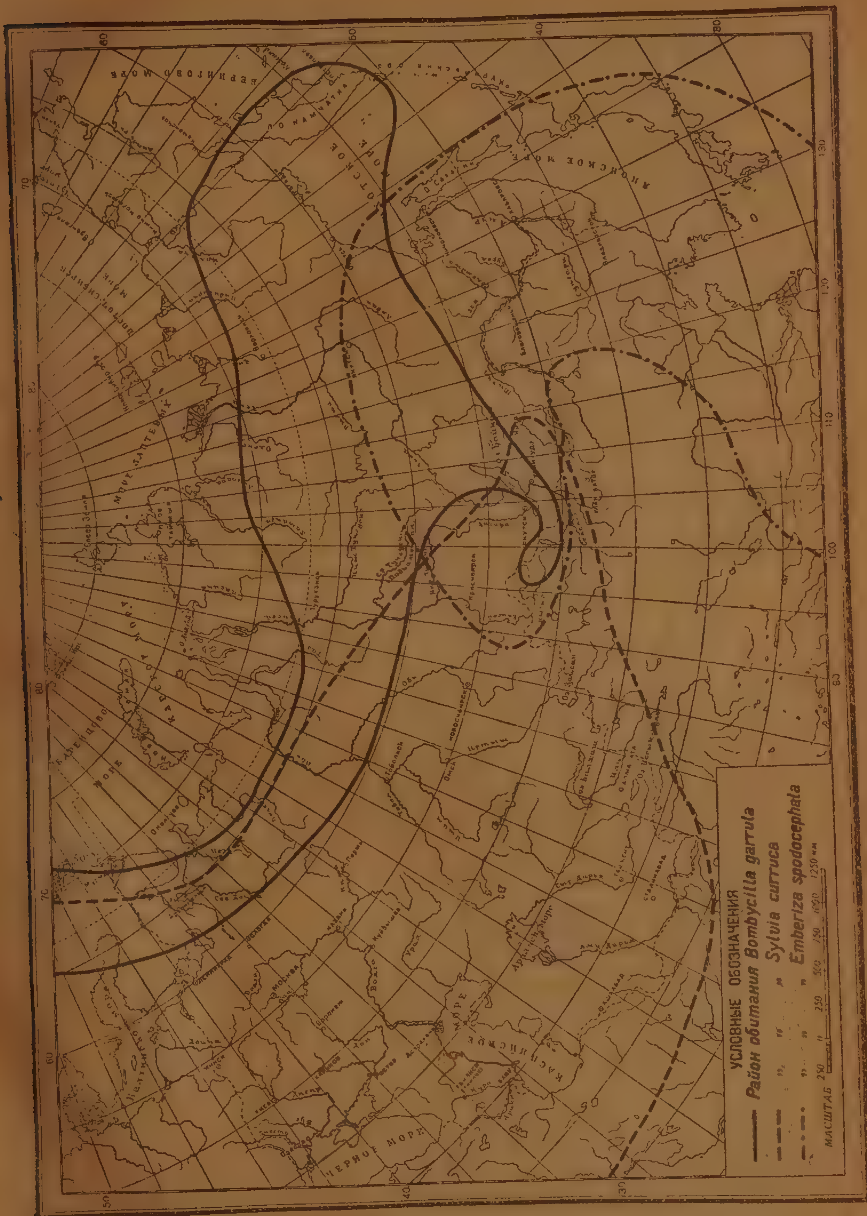
Тибетский тип (на карте обозначен оранжевым цветом) — это не богатый по количеству видов, но весьма своеобразный комплекс, экологически связанный с альпийской зоной гор. Он господствует и наиболее богато представлен на Тибетском нагорье, откуда растекается, постепенно убывая в количестве форм, почти по всем горам Палеарктики. В соответствии с этим мазки оранжевого цвета имеются в Северной Персии, Аравии, на Кавказе, в Малой Азии, на Балканах, Альпах, Пиренеях и даже в Шотландии и Скандинавии. В другую сторону оранжевые мазки расходятся по Тян-Шаню, южносибирским хребтам, Прибайкалью, Становому хребту и выходят в зону тундры по Хараулахским горам и на Чукотском полуострове. Как уже было ранее указано, в горах к северу от Кавказа и Тян-Шаня к элементам тибетского типа прибавляются некоторые элементы арктической фауны. При этом по направлению с юга на север тибетские виды убывают в количестве, между тем как тундряные виды становятся многочисленнее. Всюду, однако, эти два типа хорошо различимы, ибо между ними нет ничего общего. Виды арктического типа лишь заходят в горы, между тем, как высокогорные виды тибетского типа лишь по горам заходят в тундру. Таким образом, нет никаких оснований предполагать, что орнитофауна Арктики высокогорного происхождения.

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ
Район господства Tetrao parvirostris
" " " Phylloscopus inornatus
МАСШТАБ
0 250 500 750 1000 1250 км
ЧЕРНОЕ МОРЕ
КАСПИЙСКОЕ МОРЕ
ОХОТСКОЕ МОРЕ
БЕРИНГОВО МОРЕ


УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ
Район обитания Emberiza rustica
" " Perisoreus infaustus
МАСШТАБ


Условные обозначения
Район обитания Certhia brachydactyla
" " Picus viridis
" " Fringilla coelebs
" " Muscicapa striata
Масштаб
250 0 250 500 750 1000 1250 км


УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ
Район обитания Butastur indicus
" " " Cyanopica cyanea
" " " Uragus sibiricus
" " " Lanius cristatus
МАСШТАБ
250 0 250 500 750 1000 1250 км
ЧЕРНОЕ МОРЕ
КАСПИЙСКОЕ МОРЕ
ОХОТСКОЕ МОРЕ
БЕРИНГОВО МОРЕ
ЯПОНСКОЕ МОРЕ


УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ
Район обитания Bombycilla garrula
" " Sylvia curruca
" " Emberiza spodocephala
МАСШТАБ 250 0 250 500 750 1000 1250 км
БЕРИНГОВО МОРЕ
ОХОТСКОЕ МОРЕ
ЯПОНСКОЕ МОРЕ
МОРЕ ЛАПТЕВЫХ
КАРСКОЕ МОРЕ
БАРЕНЦОВО МОРЕ
КАСПИЙСКОЕ МОРЕ
ЧЕРНОЕ МОРЕ

Наконец, китайский тип фауны связан экологически со смешанными лесами Восточной Азии. Он господствует в Среднем и Северном Китае, а также в Японии, переходя далее к югу совершенно постепенно в генетически близкую фауну Индо-Малайской области. На запад элементы китайского типа по долинам рек глубоко внедряются в Восточный Тибет, узкой полосой проходят Гималаи и в незначительном количестве доходят через Среднюю Азию до Тянь-Шаня и даже до Кавказа. О распространении элементов китайского типа на север, в Сибирь, было уже сказано раньше. Повидимому, мы здесь видим реликты некогда более сильно развитого фаунистического комплекса, отступившего под давлением тайги к югу.

B. K. STEGMANN. GRUNDZÜGE DER ORNITHOGEOGRAPHISCHEN EINTEILUNG DER PALÄARKTIS

ZUSAMMENFASSUNG

In vorliegendem Artikel sind bereits kurz die Resultate und Schlussfolgerungen einer grösseren Abhandlung wiedergegeben. Es ist daher kaum möglich, für dieses Résumé noch eine Zusammenfassung zu schreiben. Deshalb beschränke ich mich darauf, das Prinzip der von mir vorgeschlagenen ornithogeographischen Gliederung der Paläarktis kurz zu erklären. Bis jetzt ist es allgemein angenommen, bei der zoogeographischen Einteilung eines Gebietes die Grenzen scharf zu ziehen und in Form von Linien anzugeben. Diese Arbeitsmethode wurde schon von Wallace und Sclater angewandt und hatte seinerzeit viel zur Entwicklung der Zoogeographie beigetragen, muss aber gegenwärtig als veraltet angesehen werden. Sie beruht eigentlich auf blossem Vergleich der Artenverzeichnisse verschiedener Gegenden, wobei das Vorkommen oder Nichtvorkommen einer Reihe von Arten immer als Grund zur Abtrennung neuer zoogeographischer Einheiten gilt. Richard Hesse spricht ja sogar von einer eigenen Richtung der Zoogeographie, die er «statistische Tiergeographie» nennt. Diese Bezeichnung ist trefflich gewählt, kann aber der genannten zoogeographischen Richtung nicht zum Lobe gereichen. Diese Statistik, welche bei der primären Einteilung der Erdkugel in zoogeographische Gebiete gewiss wertvolle Dienste geleistet hat, gibt weiterhin, bei der Einteilung der Gebiete schon ungenaue Resultate und versagt endlich bei eingehenderer Forschung und Aufstellung räumlich beschränkterer zoogeographischer Einheiten (Distrikte u. s. w.) vollständig. Anderseits muss aber die zoogeographische Einteilung mit Hilfe linearer Grenzen bei konsequenter Durchführung unbedingt zur Zerspaltung in kleinste Einheiten führen. Ausserdem muss bemerkt werden, dass die zoogeographische Einteilung mit Hilfe linearer Grenzen als «Statistik» den Anforderungen der ökologischen und historischen Tiergeographie nicht gerecht werden kann und ihre Angaben in keiner Weise wiederspiegelt.

Aus diesem Grunde schlage ich vor, bei der Anfertigung zoogeographischer Karten folgende Methode anzuwenden. Wenn wir die Vogelwelt einer beliebigen Gegend bearbeiten, so werden wir im Laufe der Untersuchungen unbedingt die Frage zu beantworten suchen, aus welchen Elementen die Vogelfauna dieser Gegend besteht. In den meisten Fällen wird es sich erweisen, dass die Vogelwelt nicht homogen und aus Elementen verschiedenster Herkunft zusammengestellt ist. Bezeichnen wir nun jede dieser Artengruppen durch eine besondere Farbe, so kön-

nen wir auf einer Karte das Verhältnis zwischen den verschiedenen Gruppen durch eine Kombination von Streifen oder Flecken der zugehörigen Farben zum Ausdruck bringen. Wenn die Karte einen grösseren Flächenraum darstellt, so können wir das Abändern im gegenseitigen Verhältnis der verschiedenen Faunenelemente durch ein entsprechendes Abändern der Kombinationen von verschiedenfarbigen Streifen zum Ausdruck bringen. Wenn in einer Gegend ein bestimmter Faunentyp durchaus vorherrscht, so muss auf der Karte an dieser Stelle auch die entsprechende Farbe vorherrschen. Auf diese einfache Weise kann man eine zoogeographische Karte zusammenstellen, welche den Tatsachen mehr entspricht, als die nach der bisherigen Methode gezeichneten Karten.

Auf die oben erwähnte Weise ist von mir eine ornithogeographische Karte des nördlichen Teiles der Alten Welt zusammengestellt worden. Bei der zoogeographischen Bearbeitung der Vogelwelt, welche vollständig von neuem durchgeführt werden musste, hat es sich erwiesen, dass im nördlichen Teile der Alten Welt sich 7 primäre Faunentypen unterscheiden lassen, aus deren Kombination sich alle bisher angenommenen zoogeographischen Einheiten herleiten lassen. Alle diese Faunentypen sind sowohl ökologisch als auch historisch gut charakterisiert.

1. Der arktische Faunentyp kann nicht der Paläarktis oder der Nearktis untergeordnet werden. Er ist im allgemeinen zirkumpolar verbreitet und muss als selbständiges Gebiet angesehen werden. Ökologisch ist er mit der arktischen Zone verbunden und herrscht nördlich der Baumgrenze. Eine Anzahl arktischer Elemente ist aber auch weiter südlich verbreitet, und zwar in der Alpenzone der Hochgebirge, nach Süden bis zu den Pyrenäen, den Alpen, dem südlichen Ural-Gebirge, dem Tarbagatai, Altai, Changai und Kentei.

2. Der sibirische Faunentyp kann als Fauna der Taiga oder des borealen Nadelwaldes charakterisiert werden. Er herrscht in Ostsibirien, dem Verbreitungsherd dieses Faunentypes, bei weitem vor und verbreitet sich von dort aus, allmählich an Artenzahl abnehmend, einerseits bis zu den südsibirischen Randgebirgen, den Gebirgen der nördlichen Mongolei, anderseits über die nördliche Hälfte von Westsibirien und Nordeuropa bis nach Skandinavien. Ausserdem kommen einige Taiga-Vögel in den mitteleuropäischen Gebirgswäldern, in den Pyrenäen, sowie auf dem Tjan-Shan vor. Ja, einige Arten finden sich sogar in den Hochgebirgen von Kansu, Szeschwan und Kham (Südost-Tibet).

3. Der europäische Faunentyp ist im allgemeinen an die europäische Laubwaldzone gebunden, welche sich nach Osten keilförmig bis zum südlichen Ural-Gebirge erstreckt. Eine ganze Anzahl von Arten, die diesem Faunentyp angehören, sind aber auch über Nordeuropa und Südwest-Sibirien verbreitet. Weiter nach Osten findet man einzelne europäische Arten im äussersten Süden Sibiriens bis Krasnojarsk, Irkutsk, teilweise sogar bis Süd-Transbaikalien (Tschita, Sretensk), wo sie aber selten und sporadisch verbreitet sind. Anderseits werden auch alle Wälder der Mittelmeerländer bis nach Nordafrika von europäischen Vogelformen bewohnt, ebenso der Kaukasus, sowie die Wälder Transkaukasiens und Turkestans.

4. Der mediterrane Faunentyp gehört dem Trockengürtel an und ist ökologisch an Wüsten, Steppen und trockenen Buschwald gebunden. Er herrscht in Südeuropa, Nordafrika und Vorderasien. In Persien, Afghanistan und Turkestan, wo die Fauna sehr gemischt ist,

herrschen die mediterranen Elemente noch bei weitem vor, weiter östlich nehmen sie rasch an Artenzahl ab, doch sind einige wenige Formen noch bis zum Chinesischen-Turkestan, bis zum Mongolischen Altai, ja sogar bis Ala-Shan verbreitet. Nach Norden gehen einige mediterrane Formen bis Südengland, Süddeutschland, in grösserer Anzahl bis zur ungarischen Tiefebene und den südrussischen Steppen, weiter östlich in geringerer Anzahl bis Südwest Sibiriens.

5. Der mongolische Faunentyp gehört ebenfalls dem Trockengürtel an, ist aber ökologisch an Hochsteppen und kalte Wüsten gebunden. Den Verbreitungsherd dieses Faunentyps bildet die Mongolei, woher eine grössere Anzahl von Faunenelementen bis nach Turkestan vordringt. Einige wenige mongolische Arten finden sich auch weiter westlich, in Persien, Syrien, Kleinasien, Egypten, zwei Arten sogar in Nordwest-Afrika. Nach Osten und Norden kommen noch viele mongolische Arten bis in die Waldsteppenregion vor. Einige Formen finden sich auf isollierten Steppeninseln inmitten der Taiga, nach Norden bis Nertschinsk, dem nördlichen Baikal und Krassnojarsk.

6. Der tibetanische Faunentyp ist ökologisch an die alpine Zone der Hochgebirge gebunden. Er herrscht auf dem tibetanischen Hochplateau und dem Himalaya, von wo aus er sich, allmählich an Artenzahl ärmer werdend, über alle Hochgebirge der Paläarktis (ausser dem Ural) ausbreitet und in wenigen Arten sogar auf die Nordamerikanischen Gebirge übergreift.

7. Der chinesische Faunentyp ist ökologisch an den ostasiatischen Laubwald gebunden. Er herrscht in China und Japan und geht in Südchina ganz allmählich in die indomalaische Faune über. Nach Westen erstreckt sich dieser Faunentyp über die Gebirgswälder des Himalaya bis Kaschmir, während wenige Formen bis Afghanistan und Turkestan vordringen; eine Form geht bis zum Kaukasus. Nach Norden sind viele chinesische Formen bis zum Übergangsgebiet in der nördlichen Mandshurei und im Amurlande verbreitet, von wo aus eine Anzahl bis nach Süd-Transbaikalien geht. Weiter westlich sind einige chinesische Arten über Südsibirien bis Krasnojarsk, bis zum Altai, teilweise sogar bis zum Irtysch verbreitet. Endlich kommen einige wenige Arten in Ostsibirien nach Norden bis Jakutsk, teilweise sogar bis Werchojansk vor.

ПРЕНИЯ ПО ДОКЛАДУ Б. К. ШТЕГМАНА

Д. К. Кашкаров. Вы указываете, что Среднюю Азию нельзя выделить в особую единицу, имея в виду смешанность ее фауны. Но разве самая эта пестрота и смешанность не представляют собой той характерной особенности, которая выделяет ее из других? Это сочетание, которого вы больше нигде не встретите.

Штегман. Пользуясь моим методом, выделить таким образом Среднюю Азию нельзя. Мы здесь опять переходим на метод участка. Каждый участок представляет собой смешение различных элементов. От северо-запада Европы до Восточной Сибири имеется большое количество участков, принимаемых до сих пор. Все они принципиально друг от друга не отличаются. Мы имеет здесь наслоение двух фаунистических элементов, причем разница заключается только в процентном соотношении того или другого типа фауны. Я же выделяю типы фауны прежде всего по происхождению.

В этом отношении Средняя Азия представляет собой конгломерат. Сюда входят элементы средиземноморского и монгольского типов. По горам заходят тибетские элементы, затем некоторое количество китайских элементов и даже таежных — до Тян-Шаня включительно. Таким образом, Среднюю Азию приходится принимать за смешанный комплекс, но не за какое-то единство. Я думаю, что по существу мы с вами в конце концов не расходимся.

Римский-Корсаков. Как вы определяете тип распространения фауны? Из доклада это не совсем ясно. Как будто вы кладете в основу этого определения экологический принцип?

Штегман. Совершенно правильно — и экологию и распространение.

Римский-Корсаков. А с другой стороны, происхождение?

Штегман. Одно с другим неразрывно связано. Я не имел времени говорить об истории возникновения тайги. Я считаю, что тайга возникла не в Восточной Сибири, где она сейчас представлена наиболее богато. Она возникла где-то на северо-востоке. Может быть, это была Берингия или северо-восток Азии. Может быть, она возникла еще севернее в уже потонувших странах. Но сейчас она более богато представлена здесь, и здесь она является единой. Поэтому я делаю различие между местом возникновения и местом наибольшего распространения вида в данный момент.

Римский-Корсаков. Это, конечно, неизбежно у такого подвижного элемента, как птица. Но признаете ли вы, что происхождение птиц все-таки соответствует возможности образования известных границ? Это было у вас как-то не совсем ясно. Географические границы все-таки возможны.

Штегман. Да, для каждого вида в отдельности, а комплекс нарушает эти границы. Самый принцип сохраняется, резкие же границы не сохраняются.

Римский-Корсаков. Все это очень интересно, и вы очень наглядно показали это возникновение определенного элемента в другой области. Но все-таки разделение на известные участки, как это уже давно установлено, есть до известной степени статистический результат учета большинства видов. Обычно здесь указывают на отдельные исключения, которые нарушают известные границы. Но это уже давно указывалось. Однако самый принцип деления на отдельные ареалы или области при изучении географического распространения птиц все-таки имеет место. Этого отвергать нельзя.

Штегман. Я не считаю необходимым это отвергать. Но разрешите вернуться к вопросу, по которому я говорил в начале. Какого рода ошибки в этой статистической зоогеографии? Помните, что случилось с Тибетом? Тибет на основании статистического метода оказался подчиненным Китаю, так как в данное место по долинам рек заходят элементы китайской фауны, которые в общем списке оказываются преобладающими. Что же здесь может сделать статистика? Она, наоборот, скрыла от нас основные закономерности. Конечно, участками можно пользоваться, но не в том смысле, как это до сих пор делалось. У нас в орнитологии одну палеарктическую область разделили на громадное количество категорий, и эти мелкие ячейки только затуманивают основные принципы зоогеографии. Вы говорите, что можно ограничиться делением Палеарктики на подобласти. Но коль скоро мы будем ее делить на подобласти, то

логически из этого следуют и дальнейшие деления. При лучшей изученности материала мы будем делить области на подобласти, провинции, подпровинции и т. д Конечно, участки, которые приняты орнитологией, не являются окончательными единицами — их тоже можно разделить. Таким образом мы дойдем до очень мелких уже не зоогеографическнх, а экологических единиц. Этого, по-моему, следует избегать.

Римский-Корсаков. Выделение отдельной арктической области оправдывается не только в отношении птиц, но и арктических насекомых — бабочек и других групп.

Штегман. При данном методе это получается весьма просто. Но если вы проведете резкую границу между Арктикой и лесной зоной, то по лесотундре неминуемо попадут сюда другие виды, и они будут создавать разницу между Старым и Новым Светом. В Арктику Старого Света попадут лесные птицы Старого Света, а в Арктику Нового Света — птицы лесной зоны Нового Света. Вот почему до сих пор Арктика делилась на две части и подчинялась, с одной стороны, Палеарктике, а с другой — Неарктике.

Раммельмейер. Как у вас насчет эндемиков в Туркестане?

Штегман. Эндемиков в Средней Азии очень немного, и все они очень слабые эндемики, большей частью видовые. И в тех случаях, когда они видовые, они относятся либо к группам средиземноморского, либо к видам монгольского типа, либо к видам китайского типа.

Раммельмейер. Между моллюсками большое расхождение получается.

Штегман. Все это зависит от быстроты эволюции. Эндемичных млекопитающих в Средней Азии очень много, потому что их эволюция идет быстрее, чем эволюция птиц. Однако я думаю, что в Средней Азии найдется очень много таких млекопитающих, которые впервые обнаружены нашими экспедициями в Средней Азии, но встречаются и в Средиземноморье. Не исключена, конечно, и такая возможность.

Мартынов. Наблюдается значительное сходство картины распространения насекомых с вашими данными, однако ваша трактовка указывает, что, несмотря на большое сходство, мы говорим об очень различных элементах; поэтому, как только мы перейдем к оценке этих отдельных элементов, у нас получится иная картина. Возьмите, например, Тибет. У вас получается, что тибетский эл мент доходит далеко на запад, до Шотландии, а мы считаем, что тибетский элемент весьма замкнутого характера, и он доходит только до Кавказа. Тут нужно во избежание путаницы привести к каким-то общим знаменателям по хронологии и чисто экологическому принципу, иначе у нас получается разногласие. То, что у вас называется тибетским, у нас под этим разумеется совершенно другое.

Очень характерное явление для птиц, что Средняя Азия у вас не получается чем-то весьма характерным. Это чисто смешанная фауна. Мы этого не сказали бы. Здесь чрезвычайно много своего характерного, но подчиненного типа. Он не столь важен как фактор китайский или средиземноморский, но он чрезвычайно оригинален. Это показывает, что каждая группа имеет свою закономерность. Так что общее сходство в ареале распространения насекомых и птиц не должно нас обманывать в коренных по существу различиях.

Штегман. Здесь, мне кажется, закономерности одни и те же. Разница будет в распространении, а не в принципах. Они зависят от быстроты эволюции, времени населения данной группы животных и т. д. Мне кажется, что основным являются общие закономерности. Они, конечно, дают общую канву.

Что касается тибетских видов, я, к сожалению, ничего не могу поделать: это впервые не мной было доказано. Европейские высокогорные птицы не эндемичны, все они без исключения распространены на восток до Центральной Азии. Здесь (показывает на карте) прибавляется 3—4 вида, здесь еще больше, на Кавказе еще больше, в горах Средней Азии еще больше и наибольшее количество—в Тибете.

Четвериков. Я близорукий человек. Я снял очки и смотрю на вашу карту, и она принимает для меня ужасно знакомый вид. Сплываются все ваши мелкие черточки, и выступает на передний план основной цвет. У меня получается такая картина: красный цвет — то, что мы называем Средиземноморской областью, розовый — Евразия, зеленый цвет — восточная, желтый — монгольская, оранжевый цвет — тибетская и т. д. Я надеваю очки и вижу, что один цвет проникает через другой, но в сущности говоря, принципиального различия совершенно нет. Все сводится к тому, что вы подчеркиваете факт, который очень важен и интересен,— что элементы одной области распространения проникают очень глубоко в другую область распространения. Мы все это очень хорошо знаем. Но основного принципа вы не только не нарушаете, но вы его прекрасно иллюстрируете — указываете, что различные области Палеарктики заселялись из разных областей: одни заселялись с востока на запад, другие, наоборот, с запада на восток, и таким образом определялось то или иное название провинции или области.

Так что, в сущности говоря, я в вашем предложении не вижу опровержения старого, а вижу только некоторое его углубление и более ясное и конкретное расчленение. С этой точки зрения я могу всецело приветствовать такую систему обозначения. Но если вы в это вкладываете какое-то отрицание прежнего и какой-то новый принцип, то я с этим не согласен. Стоит мне снять очки, и я вижу все прежние обозначения.

Штегман. Очень рад, что мы с вами сходимся во взглядах, но боюсь, что вы немного забыли до сих пор принятое деление Палеарктики. Если вы возьмете Северную подобласть, то вы ее на этой карте не найдете. Сколько подобластей Палеарктики до сих пор принято выделять? У меня их здесь семь, между тем как общепринятое число подобластей три или четыре.

Четвериков. У меня их тоже семь.

Штегман. Но это будет, очевидно, ваше личное, а не общепринятое мнение. Возьмите недавно вышедшую карту, которая претендует на охват более или менее всех насекомых, хотя в основном выработана на основе жуков. Там тоже три основные подобласти. Но, вообще говоря, я, конечно, не претендую на то, чтобы рушить старое и обязательно выдвигать что-то новое. Если это сходится со старым, тем лучше. Если есть разница и вы находите, что эта разница к лучшему, то это тоже хорошо.

Берг. Я хотел приветствовать блестящую попытку Б. К. выяснить историю происхождения и распространения фауны птиц. Нужно

сказать, что если посмотреть на эту карту, то она совершенно совпадает с картой ландшафтных зон, и это свидетельствует о том, что в этой карте скрыта глубокая истина. Было бы ошибочно думать, что она повторяет старое зоогеографическое деление и не дает ничего нового. Мартынов высказывал здесь сомнение насчет тибетской фауны, которая распространяется на запад. Я хочу привести пример распространения тибетской фауны, входящей далеко на запад и проникающей в европейские степи. Примером может служить B. rufinus который распространен на Памире, в Тибете и в среднеазиатских пустынях, а с другой стороны, в южнорусских степях. Если анализировать данные Б. К., то всюду можно найти блестящее подтверждение правильности его идей и соображений. Я бы только хотел сказать, что эта карта, которую он нам представил, не может быть, конечно, названа картой. Это есть известная схема. То, что я говорю, нисколько не имеет целью умалить достоинство работы Б. К. Но все-таки это есть схема, так как на карте, хочешь не хочешь, должны быть проведены точные границы. Карта есть известная условность. Если этого нет, то это будет не карта, а схема. Но она прекрасно иллюстрирует то, что хотел сказать автор. При посредстве карты он не мог бы этого сделать. Выступая здесь в качестве до некоторой степени географа, я хочу приветствовать новое достижение, демонстрированное нам здесь докладчиком.

Розанов. Меня интересует метод изображения этой карты. Докладчик указал на то, что весь Закаспийский район представляет собой некоторый конгломерат, и это является его признаком. И действительно, одни части здесь закрашены сплошным цветом, а в других местах имеются штрихи и мазки. Очевидно, в том районе, где мы видим сплошной цвет, эти штрихи и мазки слились. В других местах — на Камчатке и западнее — элементы тибетские представлены одним мазком, изображающим один какой-то вид. Каким же методом вы подсчитывали то количество мазков, которое должно соответствовать данному меридиану и данной площади, и какой величины должны быть эти мазки? Чему они соответствуют? Это — основное для понимания всей схемы.

Штегман. Полностью отразить количество видов величиной мазков и числом их мне не удалось. Это была бы работа, которая растянулась бы на несколько лет. Здесь указаны точные границы крайнего проникновения. Но, конечно, не всегда эти границы, которые могут быть обозначены одним мазком, могут служить вехой проникновения того или другого вида. Представьте себе, что это — граница нескольких видов. Но поставить здесь рядом несколько мазков невозможно. Эти мазки представляют собой лишь границы крайнего распространения данного вида фауны. Списки у меня были составлены для большого количества мест, т. е., вернее, не списки, а подробные ареалы для каждого вида, из которых я составлял списки для мест и делал известные градации. Эти градации до сих пор, конечно, являются еще приблизительными.

Кожанчиков. Вы давали ряд ареалов, которые образуют эти «носы», то в направлении к западу, то к востоку. Например, тут была серия видов, которые встречаются только зимой, и вместе с тем другие виды, которые встречаются только летом. Так вот тут, собственно говоря, должна была бы быть, вероятно, очень большая

пестрота. Как вы избежали этой пестроты встречающихся видов, с одной стороны, только летом, а с другой — только зимой и т. д.?

Второй вопрос касается Талыша. Что он представляет собой на вашей карте?

Штегман. Это — Европа.

Кожанчиков. Это неожиданно, так как в отношении насекомых там совершенно другое.

Штегман. Да, там на лианах сидят зяблики. Если брать ареалы птиц, улетающих на зиму, и оседлых, то все-таки общая закономерность получается одинаковой. Вот вам, с одной стороны, зяблики, т. е. перелетная птица, а с другой стороны, зеленый дятел, птица в общем не перелетная. Ареал оказался одного типа. Я думаю, что это зависит не только от одних температурных факторов; они, конечно, играют роль, но роль первичную, создавая известный ландшафт, а распределение птиц зависит уже от ландшафта. Я думаю, что здесь есть определенный комплекс факторов. В общем картина получается поразительно одинаковой для разных видов. Я, конечно, многого не мог сказать в докладе, так как материал очень обширный. Есть виды, которые типичны для европейского типа фауны, а затем после перерыва попадаются на Дальнем Востоке, причем этот перерыв бывает то больше, то меньше. В некоторых случаях этот перерыв фактически даже не существует, так как где-нибудь в Забайкалье или в Южной Сибири данный вид является редким или спорадическим. Так, сойка живет на юге Сибири, затем в Европе и в Китае. Это — вид, который явно избегает центра тайги. Таким образом здесь ясны границы, обусловленные определенными факторами. Сюда входит, конечно, и температура, но я думаю, что, кроме температуры, здесь оказывает влияние и ряд других факторов.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. Я. ТУГАРИНОВ

МИГРАЦИИ ПТИЦ НА ТЕРРИТОРИИ СССР В СВЕТЕ ЧЕТВЕРТИЧНОЙ ИСТОРИИ СТРАНЫ

Автор устанавливает, что современные пролетные пути птиц сложились после окончания четвертичного оледенения. Их формирование шло по мере отступления ледникового покрова и заселения освобождавшихся территорий. В связи с этим у отдельных видов происходили изменения в направлении путей и места зимовок, тогда как у других сохраняются давние, архаические пути и места зимовок, ныне не вызываемые жизненными потребностями этих видов.

Проблема перелетов в современной орнитологии остается далеко еще не разработанной. Относящаяся сюда литература очень обширна, касается этого интереснейшего явления в жизни птиц всего северного полушария в самых различных отношениях, однако, многие, по существу важнейшие стороны вопроса остаются мало изученными; в некоторых случаях дело не идет далее более или менее удачных толкований.

Много ясности и фактических данных получено в результате кольцевания, успешно применяемого за последние десятилетия. Этот материал дал возможность с точностью установить сезонное размещение большого числа перелетных птиц, выяснить места зимовок и путей пролета. Равным образом вскрылось немало интересных и интригующих фактов, бросающих свет на происхождение, историю расселения, фаунистические связи отдельных видов, выяснились явления абмиграции и т. д. У нас в Союзе изучению перелетов до последнего времени уделялось мало внимания, и основные работы по этому вопросу были связаны с именем покойного акад. М. А. Мензбира. И нам, советским специалистам, в этом отношении открыто еще обширнейшее поле предстоящих исследований. На нашей громадной территории явления перелетов развертываются во всей их сложности, полноте и разнообразии, у нас есть богатейшие места зимовок, и это дает нам возможность для многих птиц проследить полный цикл их жизни. Громадную, исключительную по своей плодотворности работу в направлении изучения перелетов развернуло наше Центральное бюро кольцевания. Оно накопило огромный фактический материал, начатая обработка которого выявила совершенно неожиданную картину миграций и сезонного размещения некоторых гнездящихся у нас птиц. Часть относящихся сюда данных опубликована в нашей и иностранной литературе, другая должна

в ближайшее время выйти в свет, большая — еще ждет своей обработки. Частично эти материалы использованы в настоящем сообщении.

Сейчас мы остановимся на рассмотрении одного из вопросов, связанных с изучением перелетов: на вопросе о том, как именно, в результате какого исторического процесса, сложились главнейшие направления пролетных путей на территории СССР. Для этого обратимся сначала к обзору главнейших миграционных направлений, которыми следуют перелетные птицы, гнездящиеся на пространстве Союза. Мы будем говорить именно о направлениях, а не о путях. Если мы точно установили, что птицы летят, например, с низовьев Волги к берегам Средиземного моря, это дает нам право сказать, что они следуют в каспийско-средиземноморском направлении, или обратно, однако все детали их следования, собственно пути, нам пока остаются неизвестными. Кроме того, для всей массы мигрантов путь и не может быть один. Давно известно, что европейские ласточки летят зимовать в Африку, но совершенно очевидно, что, собственно, путь для обитателей Англии будет один, Германии — другой, а Советского Союза — третий. Знание пути предполагает установление местностей, пунктов следования: тех или иных речных долин, перевалов, островов и т. д., но эти детали для подавляющего числа обитателей какого-либо района еще совершенно не прослежены. Поэтому мы в состоянии говорить сейчас именно о направлениях.

Современное состояние наших знаний дает возможность установить следующие главнейшие направления для птиц, гнездящихся на территории Союза (см. карту). Предлагаемая схема представляет общую картину птичьих перелетов из определенных областей гнездовий в области зимовок. В деталях эта картина представляется, конечно, гораздо более сложной. Так, например, среди обитателей востока Сибири есть виды, отлетающие в Средиземноморье, а с европейского севера в Восточный Китай и т. п. Углубленное изучение пролета отдельных видов или их популяций вскрывает немало интересных деталей и особенностей, им свойственных. Но как в зоогеографии мы можем устанавливать тип фауны по преобладанию тех или иных характерных элементов, так и в учении о перелетах говорить о главнейших направлениях путей мы может на основании пролета преобладающего количества видов. Под этим углом зрения и составлена настоящая схема.

1) Атлантическое направление. Им следуют птицы, населяющие полярное побережье от Мурмана до Таймыра, наш европейский север до Урала, частично до Оби, и некоторые виды, гнездящиеся в бассейне Верхней и Средней Волги и в верховьях Днепра. В качестве примеров можно назвать гагар, различных нырковых и настоящих уток-казарок, тундряных лебедей, некоторых куликов (кулик сорока, камнешарка и др.), чаек, крачек, некоторых чистиковых и т. д. Направление это имеет два варианта: один идет в обход Скандинавии, побережьем, другой — из Белого моря через Озерный край на Балтийское море через Финский и Ботнический заливы. Область зимовок для этих птиц — берега Балтийского и Немецкого морей у побережий Дании, Англии, Франции. Частично зимующие здесь наши птицы рассеиваются в глубь материка — по Франции, Германии, некоторые проникают в Швейцарию, Северную Италию, выходя к берегам Адриатического моря.

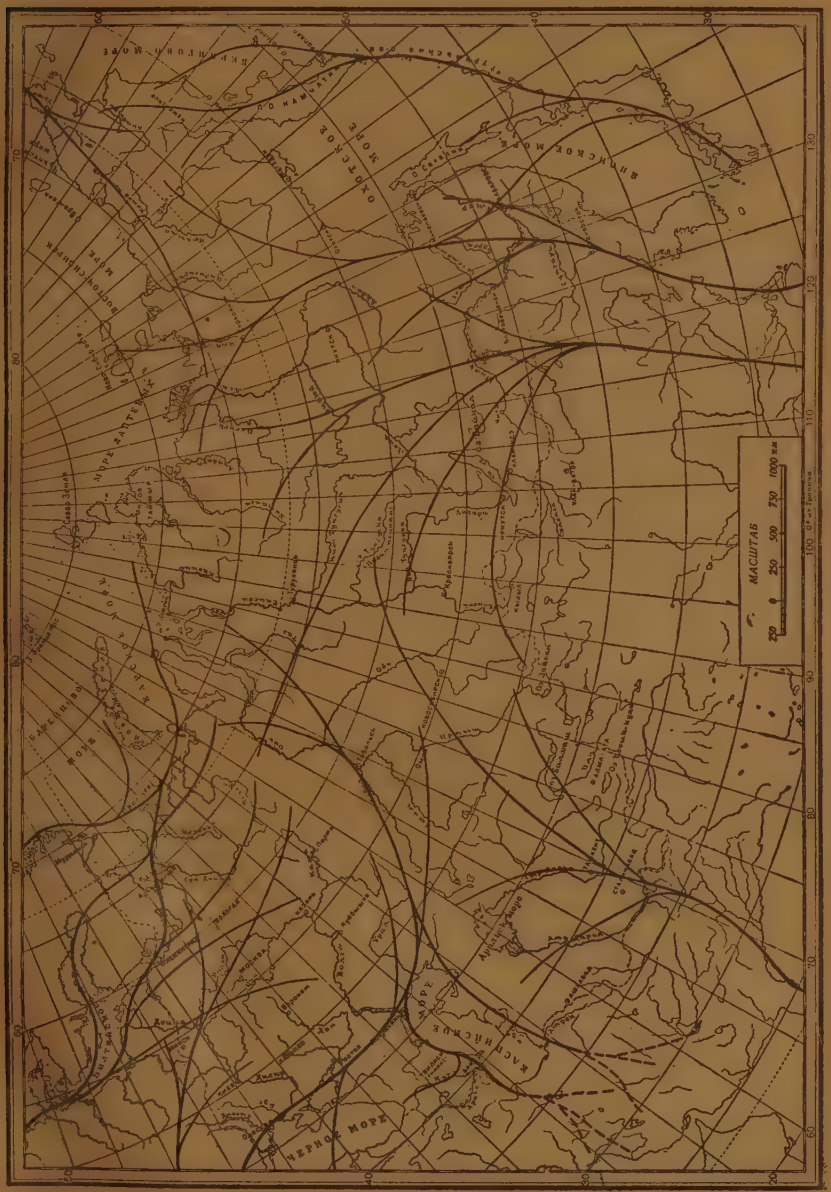


Схема главнейших направлений пролетных путей.

2) Средиземноморско-африканское направление. Имеются две его магистрали: одной летят птицы, населяющие территорию европейской части Союза до Урала, и другой — гнездящиеся в Приуралье и Западной Сибири, главным образом до Енисея. Первая проходит через центральные и западные части нашей европейской территории, вторая — южнее ее, через низовья Волги и Азово-Черноморье. Категория пролетающих этими направлениями птиц очень разнообразна и многочисленна. Более западной магистрали придерживаются цапли, аисты, многие хищники, журавли, кулики (чибис, вальдшнеп), голуби, грачи, скворцы, пеночки, различные дроздовые, ласточки и др. Через низовья Волги летят многие утки (кряквы, чирки, шилохвост, красноголовый нырок и др.), кулики (сивка, дупель), большинство воробьиных и т. д., а также восточнее гнездящиеся популяции видов, распространенных и на европейской территории. Ареал их зимовок — страны Средиземноморья, включая европейские и африканские берега, Малая Азия; некоторые проникают в глубь Африки до экватора и даже южнее (аисты до Капской колонии). По европейским берегам Средиземного моря большинство видов не распространяется западнее Адриатического моря.

3) Каспийско-иранское направление на значительном своем протяжении — до Волги — сливается с южной магистралью средиземноморского направления, но в области северного Каспия разделяется и вдоль каспийских берегов уходит в Иран. Им, следовательно, пользуются птицы, гнездящиеся в восточном Приуралье и Западной Сибири, по видовому составу в большинстве случаев те же, которые населяют и восток Европы, но явно особые их популяции. Примерами могут служить те же утки-казарки (белолобая, пискулька, краснозобая), кулики (дупель, сивка, гаршнеп, тулес), воробьиные (скворцы, камышовки) и др. Область их зимовок — южная половина Каспия с Закавказьем, Гирканика, внутренние части Ирана, некоторые проникают до Персидского залива и Аравии. Для пролетающих вдоль западного берега Каспия имеется интересное ответвление основного направления на запад, через долину Куры на Черноморское побережье. Здесь прилетают утки, а по некоторым данным даже пеликаны.

4) Индийское направление. Им следуют птицы, гнездящиеся в южной половине западносибирских степей, Казахстане, частью в Средней (Приенисейской) Сибири, а также большое число птиц, населяющих Среднюю Азию. Состав отлетающих этим направлением птиц разнообразен: пеликаны, цапли, аисты, различные утки, некоторые кулики (авдотка, бегунок, тиркушки), большое число воробьиных. Часть птиц оседает в северо-западных частях Индии, также в Афганистане, водяные птицы достигают дельты Инда.

5) Хинганское направление проходит в обход Центральной Азии с востока в основном вдоль Большого Хингана. Здесь летят птицы, обитающие в Средней и Восточной Сибири, на запад до Алтая, во всем бассейне Енисея к северу — до зоны тундр. Значительное число видов распространено до Северного Урала. Состав пролетающих птиц разнообразен, но преобладают лесные воробьиные (семейства вьюрковых, славковых, мухоловок, дроздовых). Говоря вообще, здесь мы встречаем виды, характеризующие своеобразный фаунистический облик Сибири к востоку от Енисея. Область зимовок этих птиц громадна и простирается от восточных провинций Китая до Индокитая, частью Восточной Индии, Филиппинских, Зондских

и других островов, некоторые виды проникают к югу от экватора, достигая Новой Гвинеи и Австралии.

6) Приморское направление более или менее параллельно предыдущему, но лежит восточнее от него, по окраине материка. Им пользуются птицы, населяющие наше Приамурье, восточные части Якутии к северу до морского побережья. Комплекс пролетающих видов — обитатели Приамурья, главным образом, лесные, утки, казарки (Branta), кулики, многие хищники и т. д. Область зимовок та же, что и у предыдущей группы. Частично это направление переплетается со следующими и приводит некоторых птиц в Японию.

7) Камчатское направление — иначе его можно было бы назвать островным, так как магистраль его протягивается с островов Японии, вдоль Курильской гряды, на Камчатку. Один из путей его захватывает Командорские острова. Несмотря на то, что значительные отрезки этого направления проходят над морем, им летят не только водяные птицы, вроде уток, бакланов, различных чистиковых, но и большое число «сухопутных» видов, включая ряд чисто лесных. Фаунистически — это обитатели восточной окраины Азии, Камчатки, Анадырского края, некоторые гнездятся на Чукотском полуострове. Для многих районом зимовок служат острова Японии, некоторые, видимо, отлетают южнее, к берегам Азии.

8) Американское направление устанавливается фактом отлета некоторых из гнездящихся на нашем крайнем северо-востоке птиц на Аляску и далее к югу вдоль берегов Северной Америки. Правда, некоторые из птиц, отлетающих на американский материк, гнездятся на сибирском севере далеко на запад, до Таймыра (Erolia maculata), но большинство не идет далее Чукотского полуострова и Анадырского края. Примерами могут служить белый гусь, канадский журавль, из куликов — p.Ereunetes, Macrorhamphus, из певчих — Turdus aliciae и др.

Сопоставляя данные об областях зимовок с тем, что мы знаем относительно распределения птиц на их гнездовых территориях, можно притти к следующим выводам: 1) птичье население каждой из гнездовых областей имеет свои определенные направления путей миграций, приводящие в столь же определенные территориально области зимовок; 2) сказанное относится не только к видам, населяющим отдельные области, но и к видам широкого палеарктического распространения; следовательно, в этом случае к различным местам обитания и зимовок оказываются привязанными лишь отдельные популяции одного и того же вида; 3) на грани соприкосновения двух гнездовых ареалов встречаются, таким образом, виды или отдельные популяции, прилетевшие из совершенно различных областей зимовок; здесь они живут и гнездятся совместно, но, как правило, мигрируют на зиму в различных направлениях; 4) на своих пролетных путях обитатели различных гнездовых ареалов сталкиваются, взаимно перекрещиваются в своих направлениях, но неизменно следуют на свойственные им зимовки.

Такова схема распределения в зимнее и летнее время гнездящихся у нас на севере Евразии птиц. Каковы же причины, лежащие в основе отмеченных закономерностей в сезонном их размещении? Каков был тот исторический процесс, который привел к этим закономерностям? Когда, в течение какого времени он протекал? Само собой понятно, что ответы на эти вопросы могут быть получены лишь в результате

анализа тех условий палеогеографии, которые имели место на интересующей нас части суши. Поскольку среда обитания и ход исторических событий определяют распределение животных по территориям, условия их жизни в каждой из них, мы были бы не в состоянии выяснить динамику исторического процесса, а следовательно, и понять картину современности, без учета этих факторов. Попытаемся же выяснить эти вопросы и обратимся к моменту прошлого, ближайшим образом наложившего свой отпечаток на состав, распределение и условия существования всех животных и растительных организмов суши северного полушария. Речь идет о четвертичном периоде с его великим оледенением.

Как должны мы себе представить существование и распределение птиц в момент максимального развития ледниковой деятельности на севере Евразии? Понятно, что на пространстве громадного ледникового щита, накрывавшего Европу и север Западной Сибири, а также в очагах более или менее обширного развития ледников на севере Восточной Сибири, о существовании какой бы то ни было органической жизни говорить не приходится. К югу от областей сплошного оледенения мы имели мощные центры альпийских оледенений: на юге Европы — Альпийскую горную страну, Кавказ, Южный Урал, Тян-Шань и горы Туркестана. В Сибири оледеневали системы Алтая, Саян и других пограничных с Монголией хребтов, а также горы Прибайкалья, Якутии, Камчатки и Чукотского полуострова. В Южной Европе существовали и другие, более мелкие очаги горных ледников, то же было в Малой Азии, Иране и в горных системах Центральной Азии. Однако все эти местные центры оледенений, иногда достаточно изолированные, приуроченные к значительным поднятиям, не могли определять климатический режим окружающих стран. На юге Европы, в Малой Азии, Иране господствовал в это время климат, мало отличавшийся от современного. Доказательством этого является растительность, свойственная этим странам и частично преемственно сохранившаяся со времени третичного периода. Укажем хотя бы на леса Гирканики с их многочисленными реликтами и эндемиками, благополучно пережившими соседство с одним из мощных ледниковых центров — Кавказом. То же можно сказать и о местностях нашей Средней Азии, особенно в южных ее частях. Что касается Сибири, то здесь, видимо, картина была иная. Если южные части Западной Сибири, включая бассейн Оби, и были свободны от ледникового покрова, то их климатические условия были несравненно суровее европейских. Как лежащие в глубине обширного азиатского материка, куда уже не достигало согревающее влияние Атлантического океана, они имели более холодный, континентальный климат. Далее на восток, начиная с бассейна Енисея и почти до восточной окраины материка, континентальность и суровость климата еще более возрастали. В то время, в связи с поднятием Центральной Азии, уже определился тот климатический режим, который характеризует восточную половину Сибири и сейчас: малое число осадков, не обеспечивавших накопления снежных и фирновых масс для образования мощных ледниковых покровов, крайне низкие зимние температуры (вечная мерзлота) и сравнительно теплое, но короткое лето.

Останавливаясь сейчас на рассмотрении условий, господствовавших в странах Южной Европы и Передней Азии, мы видим, что не

только в теплое время года, но и в зимние месяцы, в течение даже наибольшего развития ледниковой деятельности, они могли служить областями, где обитало разнообразное животное население, в том числе и птицы. Как и в наши дни, вместе с наступлением теплого периода года птицы из области Средиземноморья начинали свое продвижение к северу, достигая тех границ, где они могли успешно провести период размножения, и осенью отлетали южнее. Границы распространения ледникового покрова в Европе определяли в основном пределы их северного проникновения, быть может, до самого края ледника, подобно тому, как это сейчас имеет место в Гренландии. Очевидно, что и пути их миграций в северном направлении были значительно короче. Имея ограниченную площадь для летнего обитания, они расширяли ее в восточном направлении и достигали Азии. Проведя благополучно зиму где-либо в Средиземноморской области, часть их устремлялась на восток, в местности нашего Предкавказья, Нижней Волги, Приуралья, доходя до равнин Западной Сибири. В Арало-Каспийской низменности и на территории современного Казахстана летом прилетевшие из Европы птицы сталкивались с другими, зимовавшими на севере Индии, но сами в зону гнездовья этих последних не проникали. Так, очевидно, сформировался комплекс видов, гнездящихся на юго-востоке Европы и в бассейне Оби и зимующих в странах Средиземноморья. Сохранившийся до наших дней и доказанный кольцеванием этот широтный на большем своем протяжении пролетный путь приводит птиц, гнездящихся в бассейне Оби, южном Приуралье, Нижней Волге и южной части европейской территории Союза, на зимовки на запад, в придунайские страны, Болгарию, Грецию, Италию с их побережьями, а некоторых птиц — в Малую Азию и Африку. Для территории Европы этот путь пролета будет, таким образом, наиболее древним.

Проследим теперь дальнейший ход событий в Европе и их влияние на развитие и формирование пролетных путей. Совершенно очевидно, что по мере сокращения площади, занятой ледниками, освобождения новых, ненаселенных пространств животные могли расширять ареал своего обитания к северу. Те виды птиц, которые по летам откочевывали к краю ледника, стали проникать все далее на север; для части их, в связи с общим улучшением климатических условий, явилась возможность задерживаться в более северных местах для зимовок. Из Южной и Средней Европы это расселение распространилось на север Европы, а к востоку захватило средние части европейской территории Союза. Еще ранее, видимо, освободилась от ледника Западная Сибирь, что также расширило гнездовую область как для птиц, обитавших южнее границы ледника, так и тех, что расселялись с запада. Повторяя тот путь, которым шло их расселение, птицы отлетали на зиму к юго западу, и, таким образом, сложилось то направление, которое уводит наших обитателей европейской части Союза и Западной Сибири в Среднюю и Южную Европу, а некоторых — в Африку. Выше мы обозначили эти пути как южную магистраль средиземноморско-африканского направления. Так как Скандинавский полуостров и Прибалтика долее всего оставались занятыми ледником, наши европейские территории в бассейне Средней и Верхней Волги заселились, очевидно, ранее северо-западных районов.

Наконец, освобождается от своего ледникового покрова Фенно-Скандия и область Балтийского моря, что открывает доступ для заселения суши и морских берегов птицами, не распространявшимися до того далее берегов Англии и Дании. Виды, привязанные по образу жизни к воде, продвинулись вдоль Скандинавии и достигли берегов Мурмана. Проникновение в область Белого моря облегчалось им образованием послеледникового Иольдиева моря, соединившего бассейн Белого с Балтийским и Немецким. В результате для водных птиц возникло береговое направление вокруг Скандинавии, с его вариантом, который можно назвать беломорско-балтийским. Оба они ведут по преимуществу к берегам Дании и Англии. Из области Прибалтики и бывшего Иольдиева моря некоторые водяные птицы, например, утки, гагары, кое-какие кулики, расселились и в глубь страны, к юго-востоку, проникнув частично в северные и средние полосы европейской территории Союза; однако, следуя путям своего расселения, они на зиму стягиваются сейчас к Балтийскому морю и отсюда через Северную Германию и Данию продвигаются к берегам Голландии, Франции и Англии. На территории Европы этот пролетный путь, по времени своего возникновения, является, таким образом, позднейшим.

Выше уже отмечалось, что в границах нашей современной Сибири, от Зауралья и Казахстана до Приморья, в ледниковое время не было условий, позволявших громадному большинству птиц проводить здесь зиму. Они могли лишь прилетать сюда на лето из более южных стран, в частности в районы Казахстана и прилежащих частей Западной Сибири — из Индии. Необходимо оговориться, что для учета явлений, имевших место на пространстве Северной Азии и ближайшим образом влиявших на формирование пролетных путей, фактический материал у нас еще очень недостаточен. Для Западной Сибири процесс заселения освобождавшихся от ледникового покрова северных территорий шел, очевидно, за счет тех птиц, которые населяли его периферию. Как упоминалось, это были виды или их популяции, улетавшие на зиму в Средиземноморье. Таким образом становится понятным, почему некоторые утки с низовьев Оби летят сейчас зимовать в Болгарию или Грецию, дупеля — в Африку и т. д. Аналогичного порядка пример с краснозобой казаркой, отлетающей из тундр Западной Сибири на юг Каспия, но появляющейся у нас довольно часто и западнее — в Приазовье, а в лице отдельных особей — в придунайских странах. Очевидно, ранее, в ледниковое время, когда эти птицы могли гнездиться не далее степных сейчас частей Западной Сибири, они регулярно откочевывали на зиму в Средиземноморье и Африку. О последнем свидетельствуют еще исторические памятники в виде рисунков этой птицы на фресках египетских гробниц. Сейчас краснозобая казарка у берегов Африки не появляется. Остается предположить, что вместе с расширением гнездовой области к северу и общим улучшением климатических условий она постепенно стала сокращать линию своего пролетного пути, задерживаясь там, где зимовать оказывалось возможным. Основные массы ее сосредоточиваются сейчас на зимовке на юге Каспия, тогда как отдельные особи, под влиянием наследственного инстинкта следовать далее, еще продолжают повторять путь предков и попадают в Приазовье, Украину или Венгрию.

При взгляде на карту основных миграционных направлений, ве-

дущих из Сибири к югу, бросается в глаза отсутствие их на территории Монголии и Центральной Азии. Было бы неправильно думать, что пролета в этом направлении вообще не происходит. В частности, можно указать на бассейн Тарима, где это явление выражено достаточно интенсивно. Факты, отмеченные нашими путешественниками по Центральной Азии, свидетельствуют, кроме того, что и в совершенно пустынных местностях, на высоких нагорьях, попадаются перелетные птицы из числа гнездящихся в Сибири. Часть их принадлежит к видам широкого палеарктического распространения, например, гуси-гуменники, лебеди, многие утки, кулики, часть — к видам, фаунистически характеризующим восточную половину Сибири, в том числе ее лесную полосу, например, *Oreocincla varia*, *Turdus obscurus*, *Janthia cyanura*, *Accentor montanellus*, *Siphia albicilla* и др. Как увидим далее, массовый и регулярный пролет тех же птиц происходит восточнее, в обход Центральной Азии. Таким образом создается впечатление, будто отдельные представители различных видов в своем стремлении на юг как бы отваживаются преодолевать несвойственные им по экологическим условиям пространства, испытывая, несомненно, немалые трудности на этом пути. Стоя на точке зрения истории, мы, чтобы быть последовательными, должны допустить, что в прошлом Центральная Азия представляла для них более удобный путь, обладая свойственными им стациями, т. е. была более обводнена и облесена. Не имея сейчас возможности углубляться в рассмотрение этого вопроса, я считаю, что вышесказанное предположение является вполне вероятным, и тогда современные пути пролетов через Высокую Азию нам остается считать как бы отмирающими, реликтовыми.

Как только что указано, основные магистрали пролета в Индию обходят Центральную Азию с запада, а в Юго-восточный Китай — с востока. Здесь, по Большому Хингану и к востоку от него, лежат главнейшие пути для птиц, населяющих восточную половину Сибири, частью Среднюю Сибирь — бассейн Енисея. Некоторые из пролетающих здесь птиц доходят своими гнездовыми ареалами до севера Западной Сибири и Приуралья. Каким образом мы можем представить себе возникновение и формирование этих путей? Из палеографии юго-восточной окраины Азии мы знаем, что она в течение ледникового периода не испытала резкого охлаждения. Об этом свидетельствуют широколиственные леса с их богатейшей флорой, родственной южнокитайской и удержавшейся от третичного времени. Вероятно, и в ледниковое время как на нашей юго-восточной окраине, так и южнее гнездились, а частично, быть может, и проводили зиму различные виды птиц, главным образом из числа привязанных к древесной растительности. По своему распространению и родственным связям они принадлежат к фауне юго-востока Азии. A priori можно допустить, что многие из них проникали на гнездовье и севернее настолько, насколько условия среды этому благоприятствовали. Есть, однако, достаточно оснований считать, что в момент наибольшего развития континентальности (ксеротермический период) обширная область от Забайкалья и Даурии до севера Якутии была в значительной мере обезлесена и, следовательно, открывала доступ к распространению экологически ограниченной группе видов. Другими словами, расселение в западном направлении могло начаться лишь после того, как страна была облесена. Частично оба эти про-

цесса — облесения и распространения птиц, — вероятно, шли иногда одновременно, в других случаях расселение птиц происходило позже. На территории Сибири мы и в настоящее время наблюдаем примеры появления все далее и далее к западу некоторых видов, явно расширяющих свою гнездовую область. Но все они на зиму отлетают в восточном направлении и зимуют в восточных провинциях Китая и южнее. Пути следования на зимовки этих птиц лежат не западнее Большого Хингана, и это направление мы и назвали выше хинганским. Однако в пределах нашего Уссурийского края и Приамурья имеется большое число видов, населяющих у нас лишь эту окраину Азии и самое большее распространенных до Даурии на юге и бассейна Алдана на севере. Большинство их связано с областью распространения широколиственных лесов. Фаунистические такие виды, как и предыдущая группа, принадлежат китайско-гималайскому комплексу, но обитают, следовательно, восточнее, и пути их пролета, насколько мы знаем, лежат также восточнее, через южное Приамурье.

В вопросе о том, как шло заселение северных частей Восточной Сибири и как сложились пути пролета населяющих ее птиц, еще очень много неясного. Повидимому, это был длительный гетерохронный процесс. Факты таковы. С одной стороны, мы наблюдаем здесь формы, по всем данным автохтонные, с другой — явно западнопалеарктические, весьма недавно здесь появившиеся и отлетающие на зимовки в Средиземноморскую область (*Eudromias morinellus*). Здесь же обитают виды широкого восточносибирского распространения, отлетающие хинганским путем и зимующие далеко на юго-востоке Азии.

К востоку от материка мы встречаемся еще с одним направлением. Оно идет из Японии, вдоль Курильской гряды, приводит в Камчатку и Анадырский край, имея ответвление, захватывающее Командорские острова. Проходящий более или менее значительными отрезками над морскими пространствами этот путь свойственен, тем не менее, птицам не только водным, но в значительной степени и птицам суши, в том числе различным воробьиным. В своей южной части он дает ответвление из Японии к берегам Уссурийского края, что доказано по отношению к некоторым уткам. Фаунистически это те же виды, которые гнездятся на прилежащей восточной окраине материка, на Камчатке, частью в тундрах Чукотского полуострова и ближайших тундровых пространствах Сибири. Места зимовок этих птиц лежат на островах Японии, а некоторые виды откочевывают, возможно, и южнее. К вопросу о том, как мог сложиться этот «островной» пролетный путь, мы вернемся несколько дальше, здесь же укажем еще на одно направление, по которому пролетают некоторые виды птиц из числа гнездящихся на Чукотском полуострове и в тундрах северо-востока Сибири. Можно назвать несколько видов птиц, главным образом встречающихся на Чукотском побережье, в лице отдельных представителей распространенных до устья Колымы и даже Таймыра, улетающих на континент Америки и зимующих на ее побережьях до Калифорнии и южнее. Нет сомнения, что эти «американские» по своим фаунистическим и систематическим связям птицы, экологически — обитатели суши, могли расселиться в Азию в один из тех моментов, когда оба материка имели территориальные связи. Проникновение с другой стороны

палеарктических видов в Аляску также имело место, следовательно, здесь можно говорить о некотором обмене фаун.

В основном мы рассмотрели главнейшие направления миграционных путей, ведущих из нашей страны, и сделали попытку обосновать возникновение и развитие их в свете палеогеографии. Мы убедились, что все они отражают бывшие пути расселения и ландшафтно-географические условия, в обстановке которых шло это расселение. Во всех случаях оно могло успешно развиваться лишь тогда, когда распространяющийся вид находил удобную для себя экологическую среду: нуждающиеся в воде — речные или озерные бассейны, жители леса — древесные насаждения, как, наоборот, последние служили непреодолимой преградой для расселения степных птиц. Из наблюдений над жизнью некоторых видов птиц мы знаем, что, несмотря на наличие такого, казалось бы, совершенного аппарата для передвижения, как крылья, они тем не менее, в силу механики полета, способны покрывать значительные пространства только над сушей, а не над водой; следовательно, расселение их должно было происходить континентальными путями. Совершенно противоположные требования предъявляют птицы, жизнь которых привязана к морским берегам и обширным водным пространствам. Оценивая с этой точки зрения развитие путей расселения в прошлом, мы легко можем понять, что, например, различные водоплавающие находили для себя достаточно удобных мест на периферии ледникового покрова, который, стаивая, обводнял прилегающие пространства. Этим, вероятно, можно объяснить успешное расселение различных уток из Южной Европы на восток, вплоть до Западной Сибири. Если бы мы не знали о существовании Иольдиева моря, нам трудно было бы объяснить появление на пролете в Карелии и Прибалтике таких птиц полярных побережий, как поморники, черная и белощекая казарки, гаги, некоторые чайки и т. д. Современное распространение по Нижней Волге, в Приуралье и Туранской низменности некоторых птиц, нуждающихся в близости обширных водных бассейнов, как, например, бакланы, пеликаны, соответствует границам Арало-Каспийской трансгрессии и границам пресноводного бассейна Тургайско-Сибирской низменности. О необходимости территориальных связей для расселения сухопутных видов говорилось выше. Во всех случаях, когда на протяжении пролетного пути, повторяющего путь расселения, условия ландшафта меняются, птицы еще долгое время, быть может, испытывая известные затруднения, продолжают следовать по своей древней дороге. Часто такой путь, с точки зрения современных условий, нам может казаться непонятным, нелепым. Совершенно парадоксальными кажутся наблюдения над пролетом пеликанов над пустыней Кызыл-Кум, уток над горными перевалами Кавказа или лесных птиц над Командорскими островами. Но, как правило, птицы по врожденному инстинкту, повторяют пути предков, следуют ими до тех пор, пока оказываются в силах преодолевать возникшие препятствия. Принимая это положение, можно притти к выводу, что в тех случаях, когда мы сталкиваемся с подобными примерами, наша мысль должна быть направлена на расшифровку этого явления в свете палеогеографического прошлого. Более того, можно с уверенностью сказать, что изучение обстановки пролетных путей вскрывает позднейшие (четвертичные) изменения лика земной поверхности, смены ландшафтов, очертаний берегов, направления рек и т. д. Приведем некото-

рые примеры. Только что упоминалось о пролете пеликанов через Кызыл-Кумы. Они летят здесь со стороны Каспия на юго-восток, на зимовки в Иран и Индию. Известно, что там, где залегли сейчас пески пустыни, распространялся ранее Арало-Каспийский бассейн и еще совсем недавно исчез древний Узбой, соединявший оба эти моря. Пролет уток с севера Каспия, через Калмыцкие и Северокавказские степи, явно соответствует бывшему Кумоманычскому проливу, соединявшему Каспий с Азовским морем. Четвертичная (послеледниковая) трансгрессия Каспия давала глубокий залив по долине Куры и Аракса. Небольшой горный водораздел Куры и Риона разделяет обе эти реки. И вот мы видим, что существует хорошо выраженный путь пролета, со стороны Каспия по долине Куры, в бассейн Риона. Им следуют утки и даже такие чисто водные птицы, как пеликаны. Объяснение напрашивается само собой. Издавна по берегам «Куринского залива» Каспия обитали и, вероятно, зимовали эти птицы, частью отлетая и западнее, к берегам Черного моря. Высокого сейчас Сурамского перевала, очевидно, не существовало, реки в водораздельной части не носили горного, несвойственного этим птицам характера, и они свободно преодолевали водораздел. С течением времени поднятие хребта создало менее благоприятные условия для перелетов на этом водоразделе, однако преодолимые, и птицы продолжают им следовать. Развитая тектоническая деятельность в этом районе Закавказья вполне допускает значительные поднятия в геологически позднейшее время, так же как и обнаруженные здесь дислоцированные четвертичные отложения. На примере камчатско-японского пролетного пути мы видели, как с острова на остров Курильской цепи тянутся весною и осенью стаи перелетных птиц, где-то они отворачивают от берегов Камчатки, чтоб передохнуть на Командорских островах и снова вернуться на материк. В этом движении участвуют не только птицы побережий или водоемов, но и лесов, жители кустарных зарослей и открытых полей, вроде овсянок, жаворонков и т. п.; даже птицы, не совершающие регулярных перелетов, а лишь временно откочевывающие южнее, как дятлы, щуры, свиристели, и те появляются здесь, покрывая 200-километровое водное пространство, отделяющее Командоры от берега материка. Трудно найти иное объяснение этому явлению, кроме одного: как острова Японии, Курильские, так и Командорские совсем недавно, в четвертичное время, были соединены с материком, быть может составляя его береговую окраину. Для о. Иессо это доказывается, впрочем, и документально — находкой костей мамонта. Бывший материковый путь после погружения возвышенной береговой гряды, превратившейся в цепь островов, стал наполовину проходить над открытыми водами моря. Те виды, которые в процессе перелета легко преодолевают эти водные промежутки, продолжают следовать древней дорогой. Другие виды, обитающие на соседнем материке, исчезли с этого пути, очевидно, не будучи в состоянии примириться с вновь возникшей обстановкой. Приводимое толкование, в своей геологической части, быть может, встретит возражения со стороны геологов, в частности с точки зрения хронологии. На это можно сказать: если зоогеографы находят нужным считаться с данными геологов, то есть случаи, когда геологам небесполезно будет пересмотреть свои выводы в свете зоогеографии. Современные достижения этой дисциплины, и в частности разработка проблемы мигра-

ций достигли того уровня, на котором выводы орнитологов могут корректировать и намечать пути для решения вопросов, связанных с историей суши. Учение о перелетах из стадии накопления фактов вступает в фазу разработки наиболее сложных проблем исторического порядка; кроме того, мы сталкиваемся здесь не только с вопросами истории, палеогеографии, но и с вопросами формообразования, явлениями вымирания, выработки адаптивных признаков и т. д. Все более раскрываются перед нами «тайны», разрешаются «загадки», о которых писали и еще сейчас иногда пишут в работах, касающихся перелетов.

Ряд сторон этого интереснейшего явления остается пока для нас неясным и ждет своей разработки. Наша страна с ее колоссальными пространствами представляет обширное и благодарное поле для такой работы, и можно лишь пожалеть, что мы еще так мало уделяем ей внимания. Но будущее в наших руках, и можно быть уверенным, что вместе с дальнейшим расцветом советской науки и эти вопросы будут привлекать все большее внимание отечественных специалистов, и дружными усилиями мы сумеем и на этом маленьком участке научной работы завоевать ведущую роль в мировой науке.

ПРЕНИЯ ПО ДОКЛАДУ А. Я. ТУГАРИНОВА

Докладчику были заданы вопросы проф. И. И. Пузановым и т. Гладковым. Первый обратил внимание на то, что докладчик, говоря о расселении водных птиц на восток, на пространстве Западной Сибири, не осветил значения Арало-Тургайского подпруженного (в момент оледенения) пресноводного бассейна. Далее, проф. Пузанов сомневается, чтобы вдоль нашего Черноморского побережья Кавказа не было настоящего пролетного пути со стороны Приазовья к устью Риона, а также указывает на то, что докладчик ничего не сказал о миграциях птиц из Крыма прямо на юг, через Черное море. Наконец, Пузанов ставит вопрос: было ли, по мнению докладчика, оледенение и отступание ледников на севере Европы и Западной Сибири синхронным или нет?

Тугаринов дает такие разъяснения. Роль Арало-Тургайского бассейна несомненна, его мелководные берега, очевидно, представляли обилие удобных стаций для водоплавающих птиц. Докладчик считает, что вообще по летам птичье население распространялось до самой границы ледников. Относительно пути вдоль кавказских берегов Черного моря докладчик ссылается на отсутствие прямых наблюдений, и если он упоминал о попадании в бассейн Риона водных птиц с востока, через Закавказье, то потому, что это подтверждается фактами, доказанными кольцеванием. Докладчик не отрицает существования пути поперек Черного моря, но считает, что в общей данной им схеме это направление представляет один из вариантов движения в Средиземноморскую область, о чем, как о детали, он и не говорил. Относительно времени отступания ледника Тугаринов полагает, что ранее освободилась Западная Сибирь, затем восток Европы и после всего Фенно-Скандия. Это дало возможность сибирский север освоить птицам, расселявшимся с юга, раньше, чем пришедшим с запада. Поэтому и сейчас птицы с низовьев Оби летят к югу, на Каспий, а отсюда на юг Европы. Это пути пролета наи-

более древние, как, наоборот, идущее из Северной Европы беломорско-балтийское направление возникло после всех других.

Замечания т. Гладкова сводились к указанию на необходимость при оценке того или иного пролетного пути учитывать значение экологических факторов. Не отрицая исторических причин, оппонент полагает, что, поскольку и исторически изменение условий в странах, через которые шли пути пролета, вынуждало к изменению направлений пути, современная картина не может вскрывать обстановку какого-то древнего момента; например, отступание береговой линии побуждало придерживаться ее, а не следовать над водными пространствами, вдали от берегов.

Докладчик указывает, что отрицать значение экологии в формировании пролетных путей целиком, конечно, нельзя, но в ряде случаев мы стоим перед фактами, которые влиянием экологических факторов объяснить невозможно. Какие экологические моменты возможно подыскать в обоснование точно установленных фактов зимовок сибирских уток у берегов Греции или Африки, в то время как на их пути туда есть громадные пространства, где благополучно зимуют те же виды, гнездящиеся на других территориях. Значение экологических условий важно для пути, мы же говорим сейчас о направлениях, о странах и ареалах, которые избирают различные птицы для гнездованья и для зимовок. Представленный доклад имел целью дать общую историческую схему, которую можно предложить, если иметь в виду сезонные размещения различных видов или их популяций из числа гнездящихся в нашей стране.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

П. В. СЕРЕБРОВСКИЙ

ЭТЮДЫ ПО ИСТОРИИ ПТИЦ ПАЛЕАРКТИКИ

Автор излагает выводы о взаимоотношении ареала и климатических условий. Он доказывает, что амфибореальные перерывы в распространении гетерохронны, являясь следствиями как ледниковых наступаний, так и различных изменений в условиях жизни в голоцене.

Автор пытается разработать принципы распознавания времени того или иного разрыва, исходя из темпов развития. Дается картина переживаний фауны в плейстоцене в Западной Сибири более подробная, чем излагалась раньше. Исследуя фауну высокой Центральной Азии и ее окраин, автор приходит к выводу, что эти районы играли большую роль в деле формирования древесных птиц, чем это принималось до сих пор.

Настоящая статья представляет собой краткое извлечение из подготовленной к печати большой работы. За последние 20 лет для разных целей я наносил на карты ареалы распространения птиц, и в результате составился атлас ареалов почти всех палеарктических видов. Это и позволяет мне сделать ряд выводов и обобщений.

В последнее время в результате обильного накопления материалов по четвертичной геологии, палеонтологии, фитогеографии и пр. возникли большие трудности в синтезировании всех этих данных. Перед нами поэтому быстрая смена мнений и гипотез по вопросам истории фауны и флоры и еще более по четвертичной геологии, а потому каждому специалисту необходимо произвести максимально объективную ревизию в своей области, принимая во внимание, конечно, и все данные других специальностей.

Прежде всего я переисследовал вопрос о климатических границах ареалов на палеарктическом материале. В Северной Америке он первоначально (Merriam, 1899) решался таким образом. Северная граница птиц и млекопитающих определяется суммой тепла выше 6°. Позднее было установлено, что: 1) Merriam ошибочно взял не те цифры и 2) суммы температур вообще не могут определять границ. В 1924 г. я пришел к выводу, что в Палеарктике северные границы птиц, если они имеются, стоят в причинной зависимости от весенних температур (главным образом). Kendeigh (1932—1934) переисследовал выводы Merriam и нашел, что северные границы определяются низкой температурой в связи с недостатком света и некоторыми условиями питания. Пополненные данные по

птицам Палеарктики позволяют мне теперь утверждать более уверенно следующее.

Границы ареалов большей части видов не обнаруживают явственно выраженной зависимости от температур, осадков, давления и преобладающих ветров. Более чем у половины видов этого во всяком случае подметить не удается, хотя и есть все основания считать, что, вообще говоря, климат для них далеко не безразличен. Теплокровность, покров из пера, способность летать — ведут к относительно очень большой независимости птиц от воздействий со стороны климатических факторов.

Есть, однако, значительное число видов, у которых зависимость границ от климата, точнее от температур, выступает довольно ясно. Так как большинство такого рода птиц является перелетным, то искать соответствий границ гнездового ареала с изотермами приходится лишь за время теплых месяцев. В точности ни одна граница ареала не сходится ни с какой изотермой, но бросается в глаза довольно большое общее сходство северных, а иногда и южных границ с изотермами (фиг. 1, 2 и 3) преимущественно апреля и мая, т. е. времени, когда после зимних кочевок ареал воссоздается заново. Для большей уверенности обращалось внимание главным образом на ход границ по великой европейско-сибирской низменности, где природа гораздо однообразнее и ход изотерм проще. Урал и Финляндия, равно как и невысокие части Скандинавии, также принимались во внимание. В качестве примеров приведу здесь лишь следующие:

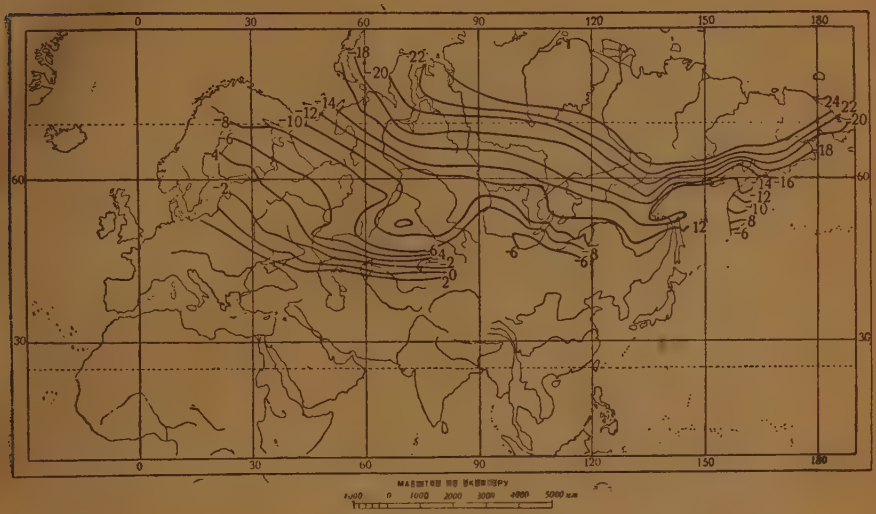
1) *Cractes infaustus* L. На «температурную» может претендовать южная граница (фиг. 4). Она идет по линии: Скандинавия 60°, прибалтийские республики 58°, районы Калинина, Москвы, затем Горьковский край (Заволжье), Южный Урал, Тюменьский округ, далее по южной границе тайги, Алтай около 51°.

Степи Западной Сибири не имеют подходящих стаций; в остальном же граница неплохо соответствует изотерме апреля +4°. Гнездостроение приходится на апрель.

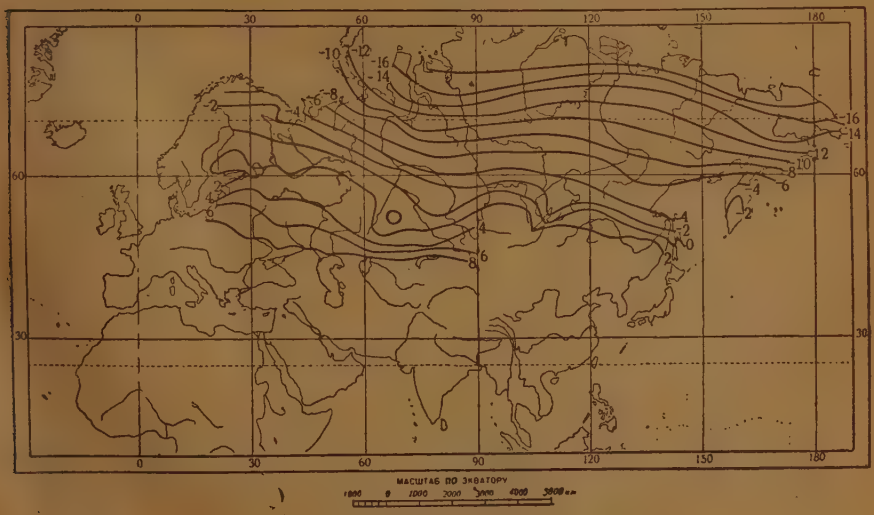
2) *Carduelis carduelis* L. Северная граница идет по линии: Норвегия 65°, Финляндия 63°, Урал 58°, Тобольск, Томск 56½°, Байкал (фиг. 4). В общих чертах довольно близка к изотерме мая +8°, хотя есть отклонения в направлении апрельских изотерм. Гнездиться близ северной границы начинает не ранее середины мая, но в конце апреля возможно и вероятно подкочевывает близко к месту гнездования.

3) *Parus major* L. Северная граница идет по линии: Скандинавия у Полярного круга, Архангельск, Урал 60—61°, Васюган, Енисей 56° (фиг. 4). Скандинавские и беломорские изотермы апреля идут на восток, склоняясь к югу, и выходят на Байкал, после чего идут по левую сторону бассейна Амура; их общий ход напоминает ход северной границы этой птички.

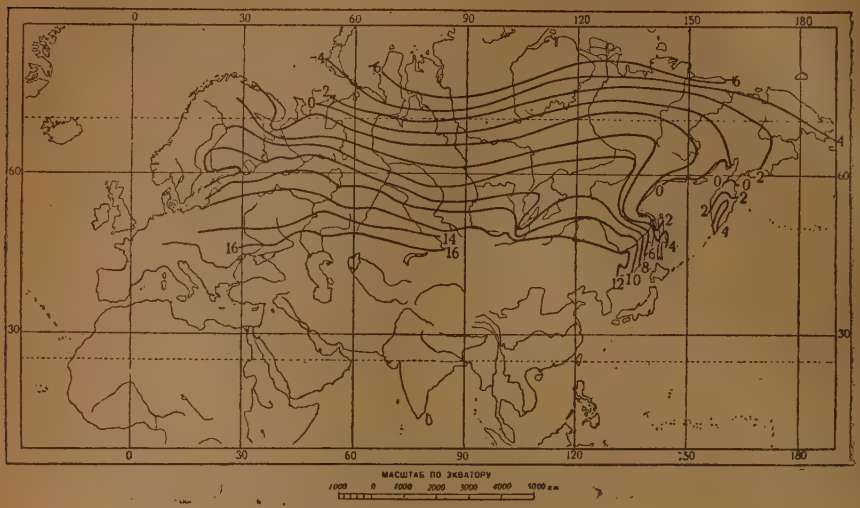
Такого же типа северные или южные границы имеют следующие виды: скворец, зеленушка, коноплянка, зяблик, юрок (южная граница), садовая овсянка, полевой жаворонок, пищуха, королек, жулан, серая мухоловка, певчий дрозд, зарянка, завирушка (*Prunella modularis*), козодой, удод, синеворонка, седоголовый дятел, белоспинный дятел, канюк (*Buteo buteo*), камышевый лунь, осоед, змееяд, малая выпь, чернозобая гагара (южная граница), клинтух, вяхирь, кулик-красно-



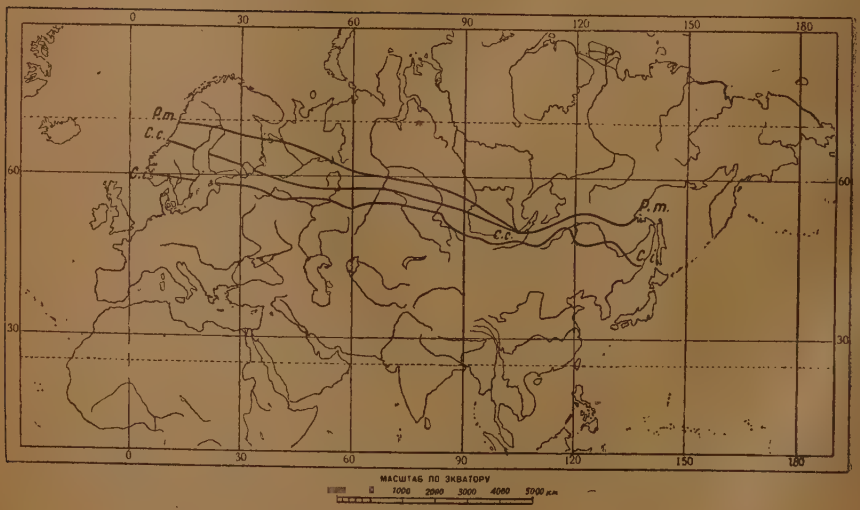
Фиг. 1. Температура воздуха на уровне моря 1881—1915 гг. в марте



Фиг. 2. То же в апреле



Фиг. 3. То же в мае



Фиг. 4. *C. i.* — южная граница кукши; *C. c.* — северная граница щегла; *P. m.* — северная граница большой синицы

ножка, черная крачка, коростель, камышница, серая куропатка и некоторые другие. Выше уже отмечалось, что если оседлость весной приобретается в апреле, то и граница близка к апрельской изотерме, если же в мае, то к майской. Подобные соответствия не особенно редки.

Из других изотерм лишь сентябрьские имеют общее сходство с границами некоторых видов этой группы. Однако многие из них в это время интенсивно кочуют, подвигаясь южнее, и гнездовый ареал расстраивается. Считать, что климат или кормовые условия сентября как-то ответственны за такой тип границ, нет никаких оснований.

Вообще говоря, границы ареалов зависят от множества причин и в основном являются результатом истории приспособления организма к определенной внешней среде, в первую очередь биоценозам. Однако весенняя погода имеет среди комплекса факторов среды, видимо, большое значение. Наблюдения Кайгородова, некоторых западноевропейских и американских орнитологов показывают, что изохроны поступательного движения перелетных видов очень часто, но, как и в наших случаях, не всегда весьма сходны с изотермами того же времени. Логическим завершением этого процесса и является оседание птиц у температурных границ гнездового ареала. Едва ли в этом случае питание играет превалирующее значение, потому что в вышеприведенном списке порядочное количество таких видов, которые, несомненно, нашли бы себе и подходящие биоценозы и корм за пределами температурной границы (большая синица, коноплянка, зяблик, щегол, пищуха, певчий дрозд, дятлы, канюк), а некоторые (кукша) круглый год находят себе пищу в пределах своего ареала. Непонятно также, почему тот или иной корм должен быть связан с весенними, а не иными изотермами. Трудно представить себе также иные препятствия вроде наличия определенных хищников или конкурентов. Наоборот, хищники на севере те же, и количество их не увеличивается, а даже несколько уменьшается.

Давно известно, что некоторые наши равнинные птицы на крайнем юге своего распространения становятся в гнездовое время горными на всем протяжении границы или в части ее; иногда заметна лишь тенденция в этом направлении.

Подобного рода явления замечены у следующих видов: во́рон, кедровка, чечетка, снигирь, долгохвостый снигирь, щур, рогатый жаворонок, юла, коньки (*A. trivialis, hodgsoni, cervinus*), пищуха, поползень, гаички, московки, большие сорокопуты Сибири и горного Туркестана, жулан, свиристель, мухоловка (*M. sibirica*), пеночки (*A. borealis, viridanus, plumbeitarsus, superciliosus, proregulus, O. fuscata, Ph. collybita*, затем *Dumeticola thoracica, Locustella certhiola, Phragmaticola aëdon, Acrocephalus dumetorum*), из дроздов — деряба и певчий, (*O. oenanthe*), синехвостка, (*Phoenicurus phoenicurus*, варакушка, *Calliope calliope, Prunella modularis, Spermolegus montanellus*, крапивник, колючий стриж, желна, трехпалый дятел, ястребиная сова, мохноногий сыч, дербник, вальдшнеп, сивка глупая, черныш, фифи, глухарь и др.

Вне сомнения, что повышение на юге зоны гнездования во многих случаях может быть легко объяснено тем, что стации, к которым вид приспособлен, идут в горы. Например, таежные участки в Монголии лежат на высотах; ниже их нет. Тем не менее во многих случаях приходится делать вывод, что температура была главнейшей причиной гнездования в горах, что видно из следующего. Как правило, вверху такие птицы проводят лишь три-четыре гнез-

довых месяца; остальное время (холодное) живут иногда там же, но внизу; очевидно, жить можно. Во многих случаях биотопы верхних частей гор ничуть не более близки птицам. Кукушек в лесах Закавказья я не видел не только внизу, но и на средних высотах, но они живут вверху, где иногда ничего, кроме отдельных кустиков и разреженных лесочков, нет. Непонятно также, почему там альпийская зона привлекает стрижей и воронов, а внизу их нет. По Иванову (изустное сообщение), конек (*A. trivialis*), который везде связан с низкими деревцами и кустарниками, в Туркестане вынужден жить вверху на голом месте. На Кавказе, в районе Закатал, высокий хребет без предгорий обрывается глубоко вниз. Там я видел, как дрозд-деряба, гнездующий у верхнего предела леса, слетает вниз, к самому городу, где корма больше, рано утром, пока прохладно, а часам к 10, когда начинает палить солнце, улетает назад. Стимул, получаемый птицей со стороны температуры, легко объясняет нам эти и им подобные явления. Мы можем говорить во всех разобранных случаях, несомненно, лишь об оптимальных, а не предельных температурах.

Длительное приспособление может изменить пределы оптимальных температур. Едва ли кто станет сомневаться, что рогатые жаворонки происходят из одного корня. Между тем они образовали ряд видов и подвидов с весьма различным отношением к температуре от тропиков до тундры; и потому можно наблюдать такие явления. У Баргузина, высоко в горах, встречаются последние редкие представители тундряного *O. a. flava*. Он здесь — близ южной температурной своей границы. Там же, но внизу, по Штегману, находит северный предел своего распространения степной *O. a. brandti*, живущий по таким же стациям (песчанистые или щебневатые луговины). Подобных фактов немало, и они дают важное предупреждение палеонтологам: разновидности одного вида могут указывать на различные климаты.

Историкам фауны подобные явления могут дать указания, как из горного животного развивается низинное, и обратно. При этом, несомненно, могут меняться и стации обитания: горно-скалистые могут становиться тундряными, лесными и т. д. Не часто, но все же можно видеть птиц с такой же приспособляемостью, как у рогатого жаворонка (филины, во́роны, сапсаны, коршуны, большие сорокопуты). Чаще мы видим ограниченные способности в этом направлении. Это иногда дает возможность понимать на первый взгляд загадочные явления. Так, граница между орнитокомплексами Палеарктики и Восточной области в Китае не имеет никаких естественных барьеров, и нет оснований подозревать их существование в прошлом. Предельные южные границы палеарктических птиц идут в остальной Палеарктике, если отбросить специфическую фауну Сахары, по изотермам: 15—20° среднегодовой и 27—30° в июле. Но эти же изотермы идут и в бассейне Янг-це в Китае, где находится упомянутая граница. Даже если примем во внимание только климат, то он один позволяет понять, почему южнее в Китае не может жить большинство палеарктических видов: там — чуждый им климат. Теперь мы можем уже судить и о роли оледенения в плейстоцене. Оно, несомненно, не могло «стереть все живое», как полагал ряд прежних авторов и к признанию чего вновь сейчас выявляется тенденция (Гроссет, 1935), но оно и не могло иметь «ничтожного

значения», как полагают некоторые другие (Шарфф, 1918). Более осторожные выводы оказываются вполне обоснованными.

Вопрос о роли оптимальных температур может иметь некоторое значение также в деле акклиматизации. Совершенно необходимо учитывать исторически сложившиеся требования птиц и особенно их птенцов к тому или иному климату. Об этом можно прочесть у Twomey (1936).

О темпах эволюции птиц

Эта тема могла бы представлять значительный интерес сама по себе, если бы развить ее подробнее. Здесь, однако, я смогу лишь вкратце обрисовать положение дела, что нам очень важно для понимания последующих глав.

Уже у прежних зоогеографов можно видеть использование того факта, что различные систематические категории возникают за неодинаковые сроки. Если, например на острове живут лишь разновидности континентальных животных, то принимают, что они образовались «недавно», если виды, то срок обособления длиннее, если роды, то еще длиннее и т. д.

Когда дело касается обособления от предкового ствола „таких крупных категорий, как особые семейства, отряды и подклассы, то большая длительность процесса кажется вполне естественной; иное дело, когда приходится считаться лишь с подвидами и ближайшими видами. В этом случае естественной может показаться недоказуемость времени начала обособления. Обыкновенно так кажется, что виды развиваются каждый своим темпом, и найти сходные темпы можно лишь случайно. Это и так, и не так. Вообще верно, что темпы неодинаковы у разных видов и в различных условиях. Но изучающему эти процессы бросается в глаза, что на деле значительное число видов (конечно, не все) эволюционирует все же довольно сходными, сравнимыми темпами. В эпоху палеолита Англия еще была соединена с континентом, и ее фауна едва ли чем существенно отличалась от фауны прилегающих частей Западной Европы. Теперь же мы видим, что у птиц там по большей части свои подвиды и большинство намечены слабо. Если бы темпы эволюции разнились существенно, то мы имели бы, надо думать, там и эндемиков различного таксономического ранга: 1) резко отличимые виды, 2) не очень далеко отошедшие виды, 3) весьма резкие разновидности, 4) обычные разновидности, 5) слабо отличающиеся разновидности. На деле же ничего подобного нет [1].

Имеются все данные за весьма недавнее отделение о. Сахалина. И там мы видим сходные отношения у различных видов в различных стациях: они или не разнятся от собратьев на континенте или только начинают отделяться (большинство не заслуживает даже выделения в особый подвид). Почему ни один вид не вышел вперед фронта остальных? На Камчатке большинство эндемиков отделилось до степени очень резкого подвида. На Канарских островах чаще всего что ни вид, то очень резкая местная форма. Ничего подобного мы бы не видели, если бы виды эволюционировали резко неодинаковыми темпами.

[1] Только из куриных, как весьма оседлых, там выделились единицы заметно резче слабых разновидностей, почти виды.

Теперь отмечено у оседлых видов громадное число климатических разновидностей. Среди описанных подвидов, в силу традиций описывания, царит хаос самых разнородных форм. Однако, если взглянуть на объективно идущую эволюцию вне связи с тем, кто что описывал, то мы видим опять-таки довольно однородную картину развития различных видов — дятлов, синиц, сов, поползней, пищух, вьюрковых, куриных, дневных хищников, сорокопутов и пр. Исключения есть, но их немного.

В дальнейшем мы коснемся любопытного случая. На средних меридианах Сибири и в прилежащей Монголии сходятся друг с другом (вплотную и не вплотную) восточные и западные формы явно одного предкового корня. Интересно, что в 27 случаях расхождение внутри пары на одну приблизительно дистанцию, несмотря на резко различную экологию (поганки, утки, хищники, вороновые, совы, дрозды и пр.). Именно, восточные отличаются от западных то ли как очень резкие разновидности, то ли как очень близкие виды. Здесь, как и в предыдущих случаях, мы имеем право говорить: сходная история борьбы за существование ведет к сходным изменениям.

Палеонтология подкрепляет сказанное. Раньше было известно, что современные роды птиц появляются главным образом с миоцена. Lambrecht (1933) всех их переделал в особые роды: *Miophasianus* вместо *Phasianus*, *Miorallus* вместо *Rallus* и т. п. Хотя в ряде примеров это не обосновано, но едва ли не в большинстве случаев Lambrecht, видимо, прав: миоценовые роды стоят как бы на грани между современными (позднейшими) родами и предковыми, и имеются все основания полагать, что значительное число современных родов зачиналось в миоцене. Ни одного современного вида из миоцена мы не знаем, тогда как, надо думать, хоть несколько филогенетических ветвей все же дошло до нашего времени. Очевидно, видов еще не было. Первые современные виды появляются в самом конце плиоцена. Мы имеем их, например, из Норвичского крага. Из плейстоцена, если отбросить островные формы, в Европе мы в подавляющем большинстве случаев имеем уже современные виды. В Северной Америке процент вымерших побольше, но и там преобладают современные. Зоогеографические данные также склоняют к признанию того, что современные виды существуют главным образом с предледникового и раннеледникового времени, как бы эти эпохи ни называть. Здесь мы проводим черту, от которой будем считать начало существования значительного комплекса современных видов.

Подвиды, очевидно, формировались за плейстоценовое и голоценовое время. К сожалению, под «подвидами» теперь в орнитологии подразумевается смесь из крайне различных форм, начиная, может быть, от простых модификаций до иногда настоящих линнеонов. Все это — результат «географического критерия» Hartert и антидарвинистического учения Клейншмидта, поманившего орнитологов «порядком» в систематике. Мне приходилось в своей работе поневоле представлять себе свою систематику. Во-первых, некоторые подвиды и среди них некоторые климатические, едва-едва отличимые на больших сериях птиц, есть, может быть, просто модификации (сомации), которые образуются в наше время. Во-вторых, можно отмечать явственно, однако не слишком резко

отличимые, «нормальные» подвиды. Среди климатических подвидов таких, пожалуй, большинство. Как правило, у таких подвидов очень многие признаки укладываются в правила климатической изменчивости. Современный климат с его вариантами и колебаниями установился в голоцене. Признаки подвидов так гармонично не соответствовали бы современному климату, если бы их признаки развились раньше, а потом подвиды «расставились» соответственно современным климатическим отношениям. Передвижения подвидов и проникновение их в область чуждого климата наблюдаются, служа указанием на известную прочность полученных признаков, но таких случаев немного, и расселения их обычно имеют небольшой масштаб, не нарушая общей картины.

Можно, следовательно, принять, что такие подвиды развились в голоцене. По данным Moreau (1930), некоторые такие подвиды имеют давность 5 000—10 000 лет, что в свою очередь подтверждает наше соображение. В-третьих, можно отличать еще очень резко выраженные, не часто встречающиеся подвиды, близко стоящие к обычным линнеонам. Чаще всего к климатическим признакам, зачастую гипертрофированным, в этих случаях явно примешиваются признаки, выходящие из правил климатической изменчивости. Такие формы по многим соображениям имеют длительность гораздо бо́льшую, чем голоцен. Есть основание считать, что они начали развиваться приблизительно с момента максимального оледенения в Европе.

Есть целые группы птиц, как то: утки, отчасти кулики, некоторые чайки и крачки, которые почти или совсем не образуют подвидов. Как правильно полагает Промптов, это происходит, вероятно, в результате перемешивания генотипов. С этим согласуется то, что если изоляция отдельных участков гнездования хорошая и области зимовок изолированы, как, скажем, в Евразии, с одной стороны, и в Северной Америке — с другой, то подвиды и виды образуются, повидимому, с одинаковой приблизительно легкостью, как и у разных других видов. Нам это очень важно отметить, потому что ниже будут обсуждаться такие перерывы в распространении, которые создавали именно подобную надежную изоляцию.

Ввиду того что темпы эволюции все-таки неодинаковы у разных видов, то, приурочивая начало дивергенции видовых признаков к той или иной эпохе, мы несомненно, рискуем сделать ошибки. Полагаю, однако, что имеет смысл с этим примириться. Если из списка в 100 видов 20 окажутся введенными туда неправильно, то остальные 80 все-таки позволят нам составить приблизительно правильное суждение об условиях жизни соответствующей эпохи и об ее фауне. От подобного восстановления предшествующей истории, которое можно было бы назвать биогеографической стратиграфией, потому еще не следует отказываться, что ожидать, когда Сибирь, Центральная Азия, Китай, Кавказ, Малая Азия, Туркестан да в значительной мере и Европа будут удовлетворительно изучены палеорнитологически, придется очень долго, если вообще удастся найти достаточно остатков, столь легко, как известно, разрушающихся.

Амфибореальные перерывы в распространении птиц

В 1902 г. проф. Л. С. Берг впервые заострил внимание на перерывах такого рода и привел целый ряд их, хотя о многих было известно и раньше. Если брать континент, то в случае амфибореальных перерывов мы обычно видим один участок ареала на западе, в Европе, а другой в восточной Азии, точнее, в бассейне Амура, в Манчжурии и Китае; между ними перерыв. Берг объяснял его губительным воздействием ледникового периода. Позже многие авторы принимали этот вывод. Работы Блитт-Сернандера и их последователей об эпохах голоцена произвели, однако, большое впечатление, и появились труды, в которых эти перерывы стали объяснять процессами голоценового времени. Такова работа Steinbacher (1927), который считал, например, что разорванные ныне ареалы *Ciconia, Cyanopica* и *Sitta canadensis* были сомкнуты еще в атлантическую эпоху. В суббореальное время, по его мнению, могли широко расселиться *Chlidonias leucoptera, Tringa stagnatilis* и возможно *Numenius phaeopus;* позже их ареалы оказались разорванными. Тенденция сдвинуть явления разрывов на голоцен имеется и среди ботаников (Гроссет, 1935). В этой тенденции много здорового, но забывать о плейстоценовой и даже третичной истории нет никаких оснований.

Было бы целесообразным, исходя из темпов эволюции, разбить имеющиеся случаи перерывов на естественные группы, в частности по их давности, и лишь после этого приступить к выводам. Я собрал все случаи разрывов у птиц и попытаюсь их таким образом сгруппировать[1]. Наиболее давними придется считать следующие:

В западной части обитает	В восточной его замещает
Chloris chloris L.	*Chloris sinica* L.

Перерыв от Уральского хребта и Туркестана до Кумары в бассейне Амура.

? Regulus ignicapillus Temm.	*Regulus goodfellowi* Og. Gr.

Перерыв между западной границей СССР, Западным Закавказьем и Формозой.

Prunella modularis L.	*Prunella rubidus* T. et Schl.

Перерыв между Уральским хребтом и Японией.

? Turdus ericetorum Turt.	*Turdus auritus* Verr.

Перерыв от Байкала до Северного и Среднего Китая. В Сибири *T. ericet.* очень редок, так что небольшой ошибкой будет сказать, что и значительная часть Сибири входит в *hiatus.*

Pernis apivorus L.	*Pernis orientalis* Tacz.

Крайние восточные пункты гнездования *P. apivorus*: Васюган, Кеть, Томск, Барнаул. Ареал *P. orientalis* известен плохо. Крайние

---

[1] Группировка по экологии мне с одними только птицами пока не удалась. Я убедился, что случаи разрывов в экологическом отношении представляют смесь. Нетрудно понять, почему это так. Разорваны ареалы широко распространенных форм. Если мы из современных птиц выделим искусственно широко распространенных, то также получим экологическую мешанину. И история всех этих видов неодинакова.

западные нахождения: Алтай, верховья Лены, на восток до Японии. Редок.

Otus scops L. *O. (scops?) japonicus* T. et Schl.

Перерыв от Троицкосавска до с. Кумары на Амуре.

Strix aluco L. *S. (?aluco) ma* Clark.

Перерыв от Ишима в Западной Сибири и от Туркестана до китайской провинции Чили. На Гималаях и в Китае есть свои отличные формы, и вероятно, что ареал всех их вместе с производными *aluco* в этой южной части окажется непрерванным.

Возможно, что к этой же группе придется отнести *Cyanopica cyanea, cooki Bp.* и *gili* With., *C. cyanea cyanea* Pall. и другие восточные подвиды.

Перерыв между Испанией и Забайкальем. Хотя восточные относятся к западным лишь как подвиды, но на значительную давность разрыва указывает, во-первых, то, что подвиды эти довольно резко обособлены друг от друга, во-вторых, очень большой hiatus (самый длинный из известных). Если бы ареал разорвался лишь в голоцене, совершенно непонятно, почему исчезла эта птица из Южной Европы, Крыма и Кавказа.

В этом списке есть некоторое число представителей широколиственных лесов (*Chloris, Cyanopica*), есть такие, которые могут жить и в лиственных, и в хвойных (*Strix, Otus, Pernis*), есть кустарниковые (*Prunel'a*) и только один житель настоящих хвойных лесов (*Regulus*), но он большей частью живет все же не в лесах типа сибирской тайги. У всех северная граница сейчас климатическая (кроме *Otus*, у которой она еще не ясна — птица расселяется). Разрывы у всех довольно разнохарактерны.

Все вместе взятое, особенно же далеко пошедшее систематическое расхождение восточных и западных, дает указание, что разрыв ареала произошел относительно давно, вероятно, в первую половину плейстоцена, не позже.

Из птиц, связанных с бассейнами, берегами и влажными лугами, назовем группу, по времени разрыва, вероятно, соответствующую первому списку:

Nyroca nyroca L., *Nyroca baeri* Radde.

Перерыв приходится на Центральную Азию приблизительно от бассейна Тарима до Приамурья, около 85-го меридиана от Пулкова.

Eupoda asiatica asiatica Pall. *E. (?asiatica) vereda* Gould.

Перерыв между Зайсанской котловиной (*asiatica*) и... (граница *vereda* неясна) какими-то районами Центральной Монголии.

Ciconia ciconia ciconia L. и *C. c. asiatica* Sew. *C. (?ciconia) bogciana* Sw.

Перерыв между Туркестаном и Манчжурией.

Не сюда ли относится довольно еще загадочный перерыв:

Pedetaithya griseigena griseigena Bodd. *P. (?griseigena) holboelli* Reinh.

Перерыв от бассейна верхней Оби приблизительно до бассейна верхней Лены и верхних Тунгузок. Форма *hoelboelli* живет и в Северной Америке; трудно решить, были ли эти формы в Сибири разобщены ледником или *holboelli* расселились из Северной Америки.

У первых трех разрыв идет по Центральной Азии, и если еще припомнить лихолетье ледниковой эпохи, то причины разрыва станут понятны.

Некоторые из последних трех пар форм придется, может быть, считать лишь очень резкими разновидностями. Следовательно, и время начала их образования может оказаться несколько более поздним.

Отсюда мы перейдем к формам, разделившимся на востоке и западе лишь до резкого подвида и, значит, вероятно позже форм первого и второго списков.

Pyrrherodia purpurea purpurea L.	*P. purpurea manillensis* Meyen (возможно сюда же и *ussuriana* Shulpin).

Перерыв от Туркестана до оз. Ханка и Манчжурии. Он падает главным образом на Центральную Азию. К югу от нее эта птица имеет, вероятно, непрерванный ареал. В распространении рыжей цапли есть нечто общее с таковым *Egretta alba, Nycticorax nycticorax, Platalea leucorodia.* И у них есть перерыв на широтах Центральной Азии; безводие этого района, вероятно, было основной причиной образования здесь *hiatus.*

Troglodytes troglodytes L. Западная группа подвидов.	*T. troglodytes dauricus* Dyb. et Tacz и другие восточные расы.

Перерыв от Мариобласти (до г. Оренбурга) и Туркестана до Нюкжи (приток Олекмы) и до Даурии, где крапивник еще очень редок.

Rallus aquaticus L. Западные формы.	*R. aquaticus indicus* Blyth.

Перерыв — только Алтай.

Limosa limosa limosa L.	*L. limosa melanuroides* Gould.

Перерыв от Енисея до Байкала, а южнее (в Монголии) до Капчала.

Haemotopus ostralegus ostralegus L.	*H. ostralegus osculans* Sw.

Перерыв от Ачинска до Забайкалья.

Теперь мы остановимся на перерывах ареалов таких видов, у которых восточные и западные колонии или практически неразличимы или различимы до обычной разновидности, для образования которой голоценового времени более чем достаточно.

Acrocephalus arundinaceus L.	*A. arundinaceus orientalis* T. et Schl.

Перерыв падает на середину Центральной Азии. Возможны небольшие колонии посредине.

Gallinula chloropus chloropus L.	*S. chloropus* subsp.

Распространение напоминает таковое вышеупоминавшихся цапель, но к северу идет дальше. Перерыв на Алтае; в Монголии и Южн. Забайкалье встречается лишь как редкость, далее в Манчжурии становится более обычной.

Proctopus nigricollis Brehm.	*Proctopus nigricollis* Brehm.

Перерыв от Алтая до Даурии.

Totanus stagnatilis Bechst.	*Totanus stagnatilis* Bechst.

В перерыв включается почти весь Алтай и далее Монголия до Южного Забайкалья.

Recurvirostra avosetta L.	*Recurvirostra avosetta* L.

Разреженные популяции в бассейне верхнего Енисея до оз. Орон-Нор и Южного Забайкалья.

Chlidonias leucoptera Temm. *Chlidonias leucoptera* Temm.

Перерыв от бассейна верхней Оби до южного Байкала. В середине есть колония в северо-западной Монголии (оз. Ачит-Нур, низ. Кашала).

Мы могли бы назвать еще *Gelochelidon nilotica* и *Hydroprogne caspia*. Эти виды имеют разрыв в Центральной Азии. Их ареалы, однако, вообще очень разорванные. В вышеприведенном списке оказываются птицы, жизнь которых так или иначе связана с водой или мокрыми местами. У некоторых перерыв выражен в форме сильнейшего разрежения популяций. Опустынение Центральной Азии играет в этом важнейшую роль. Некоторые (*Proctopus, Totanus, Recurvirostra*) могли бы обойти это место севернее, по Южной Сибири. Некоторого понижения температуры, однако, достаточно, чтобы изгнать их отсюда. Причинами разрыва, следовательно, может оказаться одно из колебаний климата в голоценовое время в сторону ухудшения и опустынение Центральной Азии. Глубже голоцена искать причин разрыва нет оснований, так как восточные колонии от западных и их пролетные пути отделены хорошо.

Взглянем на другие случаи разрыва.

Poecile palustris palustris L. *P. palustris brevirostris* Tacz.

Перерыв от Уфы до Алтая. Ее как жительницу лиственных лесов могло изгнать остепнение и разрежение лиственных насаждений в голоцене. Подвид *brevirostris* типичный климатический, и нет надобности искать причин его обособления глубже голоцена.

Chrysomitris spinus L. *Chrysomitris spinus* L.

Перерыв ареала от Барнаула до устья Амазара (приток Амура). Чижик в Сибири вообще очень редок, вероятно, потому, что он здесь у температурного предела своего распространения. Небольшое колебание климата в сторону ухудшения в одну из самых недавних эпох уже могло разорвать его ареал.

Corvus corone corone L. *C. corone orientalis* Eversm.

Между ними, как известно, вклинивается ареал весьма близкой серой вороны. Причиной разрыва едва ли был ледниковый период. Птицы эти — холодоустойчивы, всеядные, приспособляющиеся.

Larus minutus Pall. *Larus minutus* Pall.

Sarcogeranus leucogeranus Pall. *Sarcogeranus leucogeranus* Pall.

В перерыв включается главным образом бассейн Енисея. Второй вид, повидимому, вымирает. Оба могут гнездиться очень далеко к северу, и сомнительно, чтобы их мог изгнать ледниковый период. Может быть, они были раньше менее холодоустойчивыми. Это возможно, так как в ледниковый период должна была итти селекция на холодоустойчивость. Возможно и иное толкование некоторых случаев. В приведенных списках порядочный процент птиц связан с водой и сырыми стациями. Не все они теплолюбивы, почему ледниковые явления не вполне объясняют разрывы их ареалов. Ксеротермические эпохи не могли уничтожить громадную гидрографическую сеть Оби, Енисея и Лены. Уменьшение воды вероятно, но этого мало. Не могли ли разрывы ареалов этих перелетных видов, хотя бы отчасти, произойти вследствие ухудшения условий на протяжении их пролетных путей в Центральной Азии?

За возможность этого говорят следующие данные. За плейстоцен ряд районов Центральной Азии: Туркестан, Алтай, отчасти Даурия и пр., поднялись весьма значительно — до 1000 м и более. Сейчас пролет над Центральной Азией есть (Козлов, Пржевальский — дневники) и даже не особенно слабый. Условия пролета местами очень тяжелы. Путешественники находили трупы птиц, погибших «от истощения и голода». До поднятия Центральной Азии пролет, вероятно, был совсем нормальный, а с поднятием Центральная Азия превратилась в ловушку — идет истребление летящих этим путем птиц, а они происходят, надо думать, со средних меридианов Сибири и из прилежащей Монголии (места разрыва).

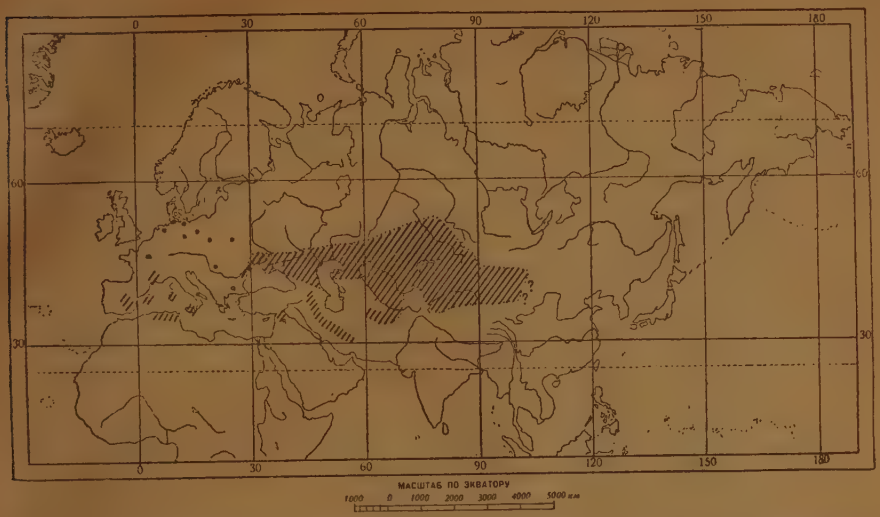
Ледниковые явления, конечно, еще более ухудшали дело. Большинство имеет северную границу температурную, и эти виды уже поэтому могли пострадать в ледниковую эпоху. Их оледенение должно было изгонять именно из Средней Сибири, так как здесь снижающиеся изотермы (фиг. 1, 2 и 3) проходят близко к северному выступу центральноазиатского поднятия (Алтай, Саяны, горы у Байкала); теперь достаточно было бы понижения температуры на 5—6°, и ареалы очень большого числа видов были бы разорваны именно здесь, а не в другом месте.

О некоторых разрывах ареалов в Европе

До сих пор факты указывали на результат воздействия оледенения Сибири и только частично Европы. Они, правда, решительно ничего не говорят против идеи комбинированного влияния сибирских и европейских ледников, каковая мной принимается. По А. С. Яковлеву (доклад 1936 г.), первым оледенением в Европе было Тиманско-Новоземельское. Его глетчеры тянулись к югу до Лихвина и отжимали к западу глетчеры начавшего вскоре расширяться Скандинавского ледника. Позже Новоземельско-Тиманский ледник начал отступать, а Скандинавский расширялся в Финляндии и, расходясь отсюда веером, отлагал, свои морены поверх морен Новоземельско-Тиманского. Следов воздействия только одних этих ледников, минуя сибирские, орнитология дает очень мало, да и они по большей части небезупречны[1].

Перерывов ареалов в Европе мы знаем немало, но лишь немногие требуют для своего объяснения гипотезы истребления ледниками. Как пример возьмем ареал красноносого нырка (*Netta rufina*) (фиг. 5). Во всей Западной Европе ареал распался на крошечные кусочки из отдельных местонахождений, часто к тому же случайных, временных. Самый западный лоскут ареала в Юго-восточной Испании. Не столь давно он, видимо, был более обыкновенен в М. Африке, чем теперь. От бассейна нижнего Дуная на восток идет более или менее сплошной ареал. Я приведу список видов, хотя в подробностях, часто имеющих заметно иной ареал, но сохраняющий в Европе тот же основной тип перерывов, что и у *Netta rufina*, или близкий к нему: *Pterocles orientalis*, *Pteroc'es alchata* (на восток отсутствует не до Дуная, а даже до Арала, где вновь обнаруживается его подвид), *Anthropoides virgo*, *Oxyura leucocephala*, *Casarca ferruginea*, *Nyroca nyroca*, *Himantopus himantopus*, *Recurvirostra avosetta*, *Chli-*

[1] Соображения Solomonsen (1931) по этому вопросу изобилуют гипотезами и в большей своей части приняты быть не могут.



Фиг. 5. Области гнездования красноносого нырка, *Netta rufina* (Pall.). Точками отмечены случайные и неслучайные пункты гнездования в Европе

donias leucopareius, *Aquila adalberti* вместе с *A. heliaca*, *Pseudalaudula rufescens*. Может быть, сюда же надо причислить *Erythropus vespertinus*, который недавно гнездился в Алжире, и дрофу *Otis tarda*. Как видим, это — степной комплекс. Напрашивается мысль, что человеческая культура в основном повинна в истреблении этих птиц в Западной Европе. В ряде случаев (дрофы, некоторые утки) это, вероятно, так и есть. Однако этим не объясняется даже половина всех случаев, тем более, что самые западные участки (М. Африка, Испания) иногда заселены резко обособившимися формами. Полагаю, что такая картина — результат колебаний в развитии степей. Расширение их точно доказано для времен ледникового периода и затем независимо для голоцена (ксеротермическая эпоха). Последствиями первого может оказаться широкое расселение предка современных двух могильников (и возможно рябков). Последствиями второго было расширение ареалов степных видов большинства приведенного списка. Разрывы их ареалов, стало быть, вполне могут быть объясняемы независимо от факта оледенения Европы в плейстоцене. Последствия разрушительной работы ледников в начале голоцена были ликвидированы обратным наступанием уцелевшей флоры и фауны на север и северо-восток. После голоценовой ксеротермической эпохи степные биоценозы снова сократились, уступая место лесам и болотам. Кроме того, степные участки начали распахиваться, количество человеческих поселений увеличиваться, что все вместе и вызвало те разрывы ареалов в Европе, о которых говорилось.

Вторичное заселение области разрывов ареалов в Азии

Уже в разобранных примерах амфибореальных перерывов ареалов мы встречали случаи довольно близкого подхода друг к другу разор-

ванных восточных и западных колоний. При достаточном размножении популяций, вероятно, и всякий вообще разрыв по миновании вызвавших его условий должен «заделаться». Действительно, как раз на меридианах Средней Сибири и в прилежащей Монголии мы видим почти или совсем полное схождение восточных и западных форм, чаще всего резко выраженных подвидов или почти видов. Не особенно редко процесс идет и далее: получается небольшое перекрытие встречных языков ареалов, и, наконец, есть случаи, когда это перекрытие очень существенно.

Как примеры могут быть приведены следующие пары, начинающиеся видами и кончающиеся резкими разновидностями:

Circus aeruginosus	*Circus spilonotus*
Oidemia fusca	*Oidemia stejnegeri*
Otis tarda	*Otis dybowskii*
Perdix perdix	*Perdix barbata*
Turdus atrogularis	*Turdus ruficollis*
Trypanocorax frugilegus	*T. (frugilegus) pastinator*
Coloeus monedula	*Coloeus dahuricus*
Phylloscopus viridanus	*Philloscopus plumbeitarsus*
Delichon urbica	*D. (? urbica) whiteleyi*
Buteo buteo vulpinus	*Buteo japonicus*
Sterna hirundo hirundo	*St. (hirundo) longipennis*
Numenius phaeopus phaeopus	*N. phaeopus variegatus*

Исходя из наших представлений о темпах эволюции, прежний разрыв ареалов, вслед за которым дивергенция начала итти значительнее, придется датировать первой половиной ледникового периода, когда наступающие с севера ледники начали существенно воздействовать на отходящую к югу фауну. Эти птицы, как и предыдущие (стр. 1198), относятся, вероятно, к группе доледниковых широко распространенных птиц. Таежников среди них — ничтожное число. Мало также и западных птиц, связанных с широколиственными лесами, из чего мы должны сделать тот вывод, что эти виды уже до ледника были преимущественно западными.

Таежные птицы отчасти, впрочем, претерпели разрывы ареалов, как об этом можно догадываться, исходя из следующего. На Урале имеется непонятный стык близких форм, среди которых есть и таежники:

Nucifraga caryocatactes caryocatactes	*N. c. macrorhynchos*
Garrulus glandarius glandarius	*G. (? gland.) brandti*
Sitta europaea europaea	*S. (? europ.) baicalensis*
Poecile borealis borealis	*P. bor. baicalensis*
Lanius excubitor excubitor	*L. e. sibiricus*
Siphia parva parva	*S. p. albicilla*
Phylloscopus collybita collybita	*Ph. c. tristis*

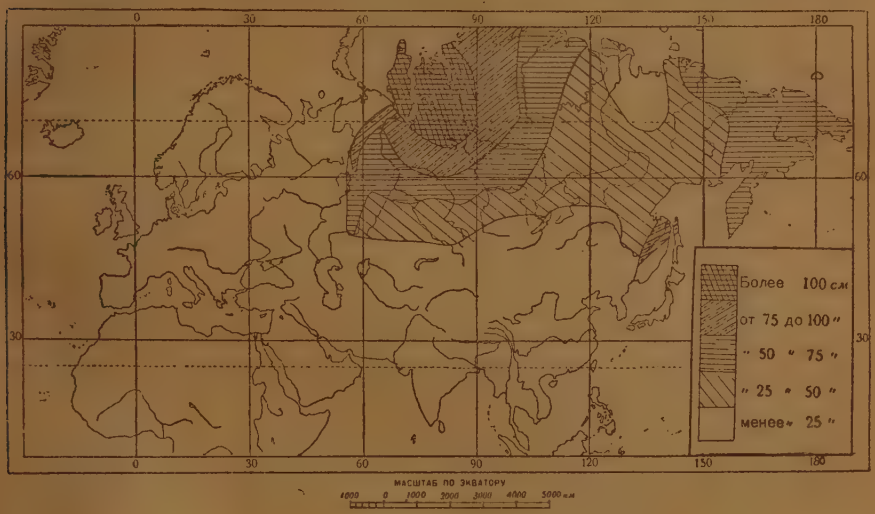
Может быть, сюда же, хотя и с оговорками:

Milvus migrans migrans	*M. (? migr.) lineatus*
Lagopus lagopus rossicus	*L. lagopus koreni*

Кедровка, сибирский поползень, гаички, сибирская мухоловка, пеночки — виды таежные, остальные легко уживаются в тайге.

Неестественно видеть столь резкую границу между подвидами, какая наблюдается в приведенных случаях вдоль Уральского хребта; он барьером сейчас служить не может[1]. Некоторые, сталкиваясь, дают явных гибридов (сойки, пеночки, сорокопуты, коршуны); у некоторых неизвестны и гибриды (поползни, ореховки). По степени расхождения эти формы хотя и близки к вышеперечисленным, сходящимся на Енисее, все же не столь далеки друг от друга — обыкновенно не более, как очень резкие подвиды одного вида; это, возможно, указывает, что их ареал разорвался в прошлом несколько позднее.

Дабы понять это явление, вспомним из геологии, что Западносибирский ледник был очень мощным, тогда как Восточная Сибирь имела ледники лишь по хребтам и на севере. На Северном Урале следы оледенения поражают своей нетронутостью. Климатология (фиг. 6) и сейчас нам указывает, возможно, на последний остаток



Фиг. 6. Карта снежного покрова Сибири

тех же явлений, что протекали в эпоху оледенения: снега в Сибири выпадает больше всего именно в районе Западносибирского оледенения[2].

Южнее языка Западносибирского ледника уцелели, вероятно, реликты ледниковой фауны: колонии крупных и светлых сорокопутов, белых куропаток, дербников, имеется белобрюхий глухарь, белый крупный филин, самая светлая белка. Такого рода особенности они

[1] Некоторые из названных сибирских форм в Северном Урале переходят хребет и нормально живут в северо-восточной Европе.

[2] Пятно наиболее толстого снега чуть-чуть смещено на восток и, может быть, не случайно. Есть основание думать, что центры максимальных оледенений, хотя и не без колебания, смещались все же на восток.

могли приобрести в более холодном и сухом климате, чем теперешний. Здесь же чаще, чем в других местах Евразии, остаются летовать тундровые кулики. Число видов их здесь большее, чем где-либо, и случаи гнездования, иногда, повидимому, регулярного, несомненны. Все это кажется отголосками прошлого.

В итоге можно принять, что разрывы ареалов произошли в ледниковое время у очень многих видов, но меньше всего все-таки у таежных. Перерывы гетерохронны, но указаний на четыре оледенения нет. Самое большее можно предполагать два колебания интенсивности оледенения, но нашими приемами доказать этого нельзя, и вообще уверенно о числе оледенений мы ничего говорить не имеем пока права. Вместе с отступанием ледника начали сходиться восточные и западные колонии. В северной части Западной Сибири ледник в это время еще оставался. Потом и он отошел к северу. Дольше всего он удерживался в долине нижней Оби и в Северном Урале. Таежные виды заселяли освободившееся место с востока, чего нельзя сказать о видах лесотундры. С юго-запада потом в голоцене подошли западноевропейские виды, часть которых югом прошла до Енисея и даже до Байкала. В голоцене же значительное число таежников из Восточной Сибири двинулось на запад в дополнение к уже ранее туда расселившимся.

Центральноазиатские разрывы ареалов

Под этим названием я разумею те перерывы в распространении которые образуются в результате развития широкой полосы пустыни Центральной Азии, идущей в общем с запада на восток и отделяющей северные сибирские популяции видов от их тибетско-гималайских собратьев. Последняя группа птиц ютится большей частью по цоколю Центральной Азии и по глубоким ущельям, далеко проникающим в Тибет. В северной половине сибирская тайга также глубоко проникает в полупустыни по хребтам (Кэнтэю, Хангаю, Б. Хингану), ведя за собой таежных птиц. Наиболее суженная часть разрывов чаще всего оказывается между этими северными лесами и лесами в бассейне верхнего Хуанхэ (Алашань, восточный Нянь-шань, северный Ганьсу). Реже мы наблюдаем, что разрывы уже всего в Туркестане или, иногда, в Северном Китае с Манчжурией. В отличие от амфибореальных перерывов hiatus'ы здесь могут возникать не только в результате истребления популяций в середине, но и в результате новообразования колоний по ту или другую сторону hiatus, как следствие перелетов птиц через пустыни. Вот примеры таких разорванных ареалов, когда северные и южные населены практически неотличимыми формами или ничтожно отличимыми «подвидами». *Siphia parva albicilla* Pall., населяющая Сибирь и идущая к югу до Кэнтэя, Хангая и, возможно, несколько южнее, имеет оторванную колонию в Алашанских горах. Затем *Calliope calliope* Pall., населяющий южные две трети Восточной Сибири и отсюда идущий узкой полосой до Урала, заходит к югу в Северную Монголию. В бассейне верхнего Хуанхэ, в Алашанских горах имеет изолированную колонию. Такие или почти совсем не отличимые практически оторванные популяции на юге имеют еще *Arizelomyia latirostris, Reguloides inornatus, Acanthopneuste plumbeitarsus, Dryocopus martius*, кажется, также *Capella*

gallinago, stenura и *Scolopax rusticola*. Что такого рода оторванные колонии позже могут переходить в постоянные, доказывает значительное число случаев, когда в оторванных колониях уже обособились свои обыкновенные подвиды. Вот некоторые примеры. Сибирский *Anthus hodgsoni inopinatus Stejn.* на юг идет до Хангая и Уссурийского края; в Туркестане — особый подвид. Через перерыв, начиная с Алашанского хребта, начинаются ареалы других южных подвидов (*A. hodgsoni hodgsoni* и др.). У королько в (*Regulus regulus*) есть северные подвиды (один еще в Туркестане) и через перерыв начинаются области гнездования южных: *R. r. himalayensis, sikkimensis, yunnanensis*. Аналогичные отношения мы видим у *Reguloides proregulus, Phylloscopus collybita* и ряда других. Эти разрывы и систематические расхождения могли возникнуть за несколько эпох голоцена, но, несомненно, есть и более древние разрывы; например, когда по ту и другую сторону разрыва сформировались очень резкие подвиды и не очень далеко разошедшиеся виды. Вот некоторые из них: *Loxia curvirostra*, населяющий хвойные леса Евразии, имеется и в Туркестане; отдельными колониями живет на Кавказе, в Северной Африке, в Японии. В Центральной Азии, южнее пустынного перерыва по Гималаям и по восточному краю цоколя к северу до верховьев Хуанхэ живет резкий подвид (или вид?) *L. himalayensis. Certhia familiaris* в Азии живет к югу до Семиречья, Тян-шаня и восточно-туркестанских лесов, в Монголии до Хангая и Кэнтэя, восточнее — до северной части китайской провинции Чили. Южную половину центрально-азиатской окраины населяют очень резко выделившиеся подвиды: *C. f. bianchii, khamensis, nipalensis. Janthia cyanura*, живущая главным образом в Восточной Сибири, на запад проходящая до Урала и бассейна верхней Печоры, к югу гнездится, вероятно, до Хангая и Кэнтея (еще не доказано) и Северной Манчжурии. Через перерыв в Центральной Азии ее замещает очень близкий вид (*J. rufilata*), живущий по Гималаям, Восточному Тибету до восточного Нянь-шаня, Сычуани, Юннани и, возможно, южнее. Подобного характера перерывов довольно много. Они есть у кедровок, лазоревок *Hemichelidon* (*sibirica-cacabata*), *Siphia* (*parva albicilla-subrubra*), *Oreopneuste fuscata* (*fuscata-robusta*), *Dumetica thoracica, Phoenicurus* (*erythronota-alaschanica*), *Hirundapus* (*caudatus nudipes*), *Picoides* (*Tridactylus-funebris*), *Aegolius funereus, Alectoris* (*kakelik-magna*)] и у рябчиков.

Время, за которое произошла подобного рода дивергенция началось, вероятно, с момента существенного нажима ледников в северной части Евразии, а в некоторых случаях, быть может, и несколько раньше. Усиливающаяся континентальность и опустынение могли быть основными причинами разрывов ареалов. Можно привести примеры дивергенции, приведшей различия между северными и южными формами до степени очень хорошо выраженных видов. Таковы: *Cractes* (*infaustus-internigrans*), *Erythrina* (*rosea-trifasciata*), *Strix* (*uralensis-davidi*). Время начала расхождения от исходного предка в пору относить на доледниковые времена.

Таким образом, можно не сомневаться в том, что перерывы здесь весьма разновременные, и объяснять их условиями какой-либо одной эпохи невозможно.

Теперь мы можем сделать несколько выводов по истории фауны Центральной Азии, привлекая для этой цели и различ-

ные другие факты. В Центральной Азии местность отличается большой расчлененностью. Здесь и помимо изоляции в результате отрыва части ареала или новообразования последнего есть богатые условия для формообразования. И потому вовсе не редкость, когда одному сибирскому на юге противополагается несколько видов и подвидов. Кроме того, ряд фактов независимо указывает на повторность обособления форм, иногда в одном и том же районе, не говоря уже о всей Центральной Азии. Так, у *Calliope calliope* мы видели обрывок ареала в бассейне верхнего Хуанхэ. Но там же Пржевальский нашел своего *C. tschebaiewi*, который ведет тот же образ жизни. Это — близкий к *C. calliope* вид, и общность их предка кажется несомненной. Возможно, что и эта пара разделилась благодаря изоляции, но возникло это, конечно, много раньше, чем вторично оторвалась южная колония *C. calliope*. Живущий в Сычуани *Calliope pectardens* (=*davidi*) мог отделиться еще раньше. Выше указывалось на колонию сибирских *Siphia albicilla* в Алашанском хребте, но в северо-западных Гималаях живет вид *S. subrubra*, отделившийся, очевидно, много раньше этой колонии. Еще сложнее обстоит дело с пищухами. На Гималаях, и отчасти на тех же местах и в тех же лесах, почти на той же высоте, почти не отличаясь экологически, живут, помимо подвидов *C. familiaris*, еще два очень близких вида: *C. discolor* и *C. stoliczkae*, не считая *C. himalayana* (уже не близкий вид). Большое количество пеночек легко дробится на несколько естественных групп. И некоторые из них могут быть поняты как эндемики, ранее составлявшие один вид, распавшийся потом на географически замещающие друг друга виды, до сих пор имеющие ареалы в грубых чертах там же, где они и сформировались, и иногда краями перекрывающие ныне ареалы друг друга. Как и в других группах, здесь иногда также бывает, что уже нельзя решить, где ответвился близкий вид, так как ареал его в значительной части совпадает с ареалом сородича. Так, в районе от Сэтледжа до Бутана живет *Reguloides maculipennis* — типичный климатический вид группы *Reguloides proregulus*, живущего там же. Это — примеры очевидных исторических наслоений видов одного корня. Изучая их, можно подметить нечто общее среди весьма различных групп. Это лучше понять, разобрав один из многочисленных примеров, именно — синехвосток (*Janthia*). У сибирской *J. cyanura* есть возрастные изменения, начинающиеся формой с грязновато-серовато-зелеными тонами сверху, не чисто белым, а чуть буроватым низом, желтоватыми боками и кончающиеся формой с довольно чистыми серовато-голубыми тонами сверху, чисто белым низом и яркожелтыми боками. Вероятно, эти онтогенетические стадии в общем соответствуют филогенетическим. На продолжении этой линии изменений стоит китайско-гималайская *J. rufilata*: она еще синее, интенсивнее окрашена, все цвета чище и ярче. На Гималаях живет еще независимо *J. hyperythra*[1], у которой мы видим дальнейшее движение в том же направлении: наиболее сгущенные яркие краски, перо приобретает некоторый блеск, яркая рыжина боков расплылась на часть брюшка и на всю грудь, птичка как бы «перекрашена» по сравнению с обычными палеарктическими; по яркости напоминает тропических.

Мы, следовательно, имеем отставание в признаках окраски севе-

[1] Там же обитает и *J. indica*, которую оставляю без обсуждения.

рян по сравнению с южанами, иногда также их побледнение, обесцвечивание. Вот эти-то особенности южан и оказываются очень обычными у интересующих нас сейчас видов. Так, и *Certhia discolor* и *C. stoliczkae* оказываются явно перекрашенными даже по сравнению с темненькими (в силу их южного положения в условиях высокой влажности) гималайско-тибетскими заместителями *C. familiaris*. Также перекрашенными оказываются: пеночка (*Reguloides maculipennis*) *Cractes internigrans*, *Sitta cinnamoventris* и ближайшие к нему некоторые эндемичные синицы, долгохвостые синицы, чечевичники, дятлы пестрые и зеленые, и ряд других. При этом большинство входит в состав сложно расчлененных здесь групп с явными историческими наслоениями из одного корня. При этом, кроме немногих (каштановобрюхих поползней, возможно зеленых дятлов, одной из синиц), все они, очевидно, эндемики высоких районов Азии.

Исходя из закономерностей развития цветовых и пластических признаков в разных климатах[1], эти перекрашенные виды, пожалуй, можно было бы считать продуктом низинной влажной Индии и Южного Китая, но это оказывается неправильным; кроме четырех видов, они там не живут, не имеют родственных видов, а если имеют, то лишь очень отдаленных, от которых выводить их нельзя. Они именно гималайско-тибетско-китайские горные эндемики, и, что особенно замечательно, они совсем не редко идут до 10—11 тыс. фут. вверх и даже выше, значительно покрывая ареалы высокогорных нормальных гималайских заместителей наших обычных видов, вроде *Certhia familiaris*, *Janthia rufilata*, *Periparus aemodius*, *Reguloides proregulus* и т. д., имеющих более или менее нормальный для южной Палеарктики облик. Да и те, что, возможно, развивались ниже (зеленые дятлы, *Periparus venustulus*, *Sitta cinnamoventris*), идут вверх довольно порядочно, до 10 тыс. фут., и неизвестно, развивались ли они внизу. Только самая верхняя граница «перекрашенных» обычно на 1—2 тыс. фут. пониже, чем самая верхняя граница южнопалеарктической группы заместителей наших видов, указывая этим на то, что природа их несколько иная в отношении выносливости к климату больших высот.

Теперь мы добавим несколько фактов, дабы тем яснее сделать дальнейшие выводы. Из синиц среди московок к нормальным южнопалеарктическим можно отнести *Periparus aemodius*, к «перекрашенным»[2] — *P. melanolophus* (до 12 тыс. фут.). Кроме того, довольно близки к этим синицам и *P. rufonuchalis*, но они несут и некоторые, может быть, вторично полученные «континентальные» признаки. Субтропическим заместителем московок, живущих ниже, может служить также *P. venustulus* со многими «климатическими» особенностями, включая яркость, интенсивность и контрастность оперения. Она живет собственно в Китае невысоко, но заходит и в горы (Сычуань, Ганьсу); родственники есть на Филиппинах («тропический» облик). Из группы больших синиц полная ей параллель имеется в лице маленькой, крайне яркой и контрастной *Parus monticolus*

[1] О них достаточно писалось в орнитологической литературе.

[2] В действительности, кроме усиленной пигментации, у нее, как и у других, есть еще целый ряд «климатических» признаков: удлиненный хохолок, контрастность пятен и пр.

(Гималаи, Восточный Тибет, Юннань, Южный Аннам и Формоза, до 10 тыс. фут.). Пожалуй, она гораздо больше горная, палеарктическая, нежели какая-либо иная. Из *Poecile* к числу перекрашенных относится *P. davidi* (Южный Ганьсу и Сычуань). Из дятлов несомненно к группе больших пестрых относится вид *Dryobates cabanisi*. Он уже несколько более интенсивно окрашен, чем нормальные южные дятлы, но его все-таки еще можно сравнивать с этими последними. К числу «перекрашенных» можно отнести *Dr. darjellensis, Dr. cathparius* и др. В деталях они до того изменены, что их можно не признать за родичей *Dr. major;* но есть основания думать, что в действительности это так. Они живут на Гималаях (до 12 тыс. фут.), в Восточном Тибете, некоторые в Юннани, доходя к югу до Шанских государств[1].

Удобно уложилось бы в наше представление, как это может с первого взгляда казаться, если бы «перекрашенные» формы оказались простыми заместителями нормальных в нижней зоне хорошо орошаемых Гималаев, Юннани, Сычуани, Ганьсу и др. Еще лучше, если бы оказалось, что они населяют здесь особые невысокие хребты типа предгорий. Однако в таких случаях, во-первых, никогда нельзя ожидать больше чем подвидового отличия от родственной высокогорной формы, тогда как мы имеем линнеевские виды, порой очень резко выделившиеся. *Periparus venustulus* со своими сородичами выделяется иногда даже в подрод (*Pardaliparus*). Кроме того, уже говорилось, что они гнездуют иногда на высоте до 12 тыс. фут.; это не низко, и, кроме того, нормальные южнопалеарктические формы живут с ними вместе, а если выше, то не намного. Явно, следовательно, что современными условиями такой разницы между ними объяснить нельзя. Сложность расчленения многих из названных родов явно указывает на давность их развития здесь. Но если допустить, что Гималаи и Восточный Тибет ранее были не столь высоко поднятыми, что климат на них был значительно мягче, при неменьшей влажности, то, принимая значительную длительность развития, мы без труда можем понять, как произошли эти переразвитые формы: в подобных условиях они и должны стать такими, какими мы их видим. Все современные отношения указывают нам на следующее. Еще в верхнетретичное время Центральная Азия была заметно пониже, чем сейчас; при более благоприятном климате здесь произрастали богатые леса, в которых благодаря расчлененности местности происходило оживленное дробление видов на местные подвиды, потом превращавшиеся в виды. Более низкая Центральная Азия, несомненно, должна была быть покрытой лесами гораздо сильнее, чем сейчас; площадь их была больше.

Но если площадь лесов должна была прогрессивно сокращаться и уцелела теперь главным образом по цоколю Центральной Азии,

---

[1] *Dr. cathparius* представляет сильно уменьшенную копию *Dr. darjellensis*. Интересно, что от Персии до Южного Китая встречаются, и не редко, такие виды, которые представляют сильно (почти вдвое) уменьшенные копии других видов, в ряде случаев живущих вплотную, а иногда прямо вместе со своими крупными собратьями. Так, *P. monticolus* — уменьшенная копия *P. major, Sitta castanea* — *S. cinnamoventris, Niltava macgrigoriae* — *N. grandis;* есть аналогичные явления у сорокопутов-жуланов, скалистых поползней, скворцов, хохлатых жаворонков. Все это — интереснейший материал для эволюционистов. Образование карликов известно для островов. Не было ли в этом районе островов? Или были экологические острова?

то мы должны иметь: 1) сильно сокращенные ареалы, 2) вымирающие виды, 3) остатки некогда более обильных ветвей, например, роды с одним только видом и притом с угасающим ареалом. Но именно так и обстоит дело. Ареал такой длины, как, скажем, от Кумаона до Афганистана, приходится считать сравнительно еще не маленьким, тогда как это — дистанция от Ленинграда до Киева (в Европе таких маленьких ареалов почти нет). Часто ареал еще меньше. Иногда, как в случае *Picoides funebris*, *Cractes internigrans*, *Calliope pectardens*, *Strix davidi*, птица известна в коллекциях в немногих, считанных экземплярах, до того она редка; в то же время собиратели ее усердно искали. И помимо обсуждавшихся видов можно назвать таких, у которых ареал крайне незначителен: * *Urocynchramus pylzowi*, * *Pyrrhoplectes epauletta*, * *Pyrrhula aurantiaca*, * *Propyrrhula subhimachalus*, из чечевичников у *C. verreauxi*, *rubicilloides*, *rhodopepla*, *vinaceus*, *trifasciatus*, затем у * *Haemtospiza indica*, *Sitta villosa*, *Poeciloides superciliosa*, *Siphia hodgsoni*, *Merula kessleri* и др. Фрагментарность фауны видна в том, что там уцелели монотипические роды. Они выше отмечены звездочкой. Кроме того, можно упомянуть еще такие роды: *Lophobasileus*, *Cholornis*, *Hodgsonius*, *Grandala*, *Microcichla*, *Lerwa* и др. Наряду с этими явными признаками деградации родов и сокращением ареалов виды, которым здесь живется хорошо, энергично дробятся на местные формы и, конечно, не идут к угасанию. Центральная Азия есть, значит, в то же время место энергичного видообразования.

Процесс поднятия объясняет нам, почему переразвитые формы оказались почти в одних местах с нормальными. Первые развивались в условиях лучшего климата, вторые где-нибудь, может быть, в той же Центральной Азии, но на внутренних хребтах, где климат был более континентальный, или же севернее, в Манчжурии и Сибири. По мере поднятия Центральной Азии предки «перекрашенных», если вообще они были в средних частях страны, постепенно отходили к краям. На их место сначала расселялись предки ныне нормальных южнопалеарктических форм, как более выносливые. Дальнейшее поднятие, так сказать, столкнуло тех и других на единственно пригодные к жизни окраинные хребты, где уцелели палеарктического типа леса — Гималаи, Восточный Тибет и пр. Вместе с тем, не останавливаясь, шло и приспособление к более суровым условиям, почему в конце концов высотная разница к настоящему моменту почти выровнялась. Судя по тому, что выше нам приходилось иметь дело с дивергенцией до степени резких видов, на что нужно геологически порядочное время, судя еще по значительному числу народившихся здесь видов одного рода, а также по многочисленным рудиментам этой сложной фауны, мы можем не сомневаться, что в теперешней фауне окраин Центральной Азии скрыты загадки не только плиоцена, но, может быть, и миоцена. Это сравнительно очень давняя местная фауна, по меньшей мере неогеновая.

Неудивительно найти в Центральной Азии центры формирования степных, скалистых и пустынных животных, так как пятна безводных местностей там были, быть может, уже с олигоцена, если не раньше. Но неожиданно мы там же, затем в прилежащем горном Китае и в гористой Индии находим районы давнего и обильного формирования древесных видов, среди которых имеются лазающие по деревьям и гнездящиеся в дуплах дятлы, поползни, пищухи, синицы. Западная Европа и ее реликтовые уголки в бассейне Средиземного

моря имеют известное количество, несомненно, своих эндемичных форм, и некоторые (славки, чеканы) представлены очень значительным числом видов. Мы, казалось бы, имели право видеть на таком большом протяжении, как от Канарских островов до Персии и Афганистана, такие же или несколько меньшие скопления форм поползней, пищух, синиц, дятлов, пеночек, чечевичников, ореховок, долгохвостых синиц, если бы они там развивались; но их там очень мало, и получается впечатление, что все они здесь недавние, попавшие сюда едва ли раньше плиоцена. Реликты голарктической группы *Sitta canadensis* мы там имеем (*S. whiteheadi, S. krüperi*), но как бы мы ни искали там наслоения форм *Sitta europaea*, их нет. Следует попутно отметить, что эта жизнеспособная птичка не проникла и в Северную Америку. В то же время из этой группы мы видим по окраине Центральной Азии выделившимся целый ряд видов. Пищух в Европе две (обе из одного генетически корня), т. е. много меньше, чем в Центральной Азии. Три пестрых дятла Европы (*Dryob. major, minor* и *leucotos*) выглядят здесь очень одинокими, тогда как по цоколю Центральной Азии и рядом в Китае и Индии их очень много[1]. Они, как и поползни, также успели пройти в Северную Америку, несмотря на большую приспособляемость. Оба наших зеленых дятла имеют в Восточной и Южной Азии и по окраинам Центральной Азии большое число видов, тогда как ничего подобного в Европе мы не знаем. Долгохвостых синиц на Гималаях не менее 5 видов, тогда как в Европе и Сибири — 1 вид, распавшийся, правда, на хорошие подвиды. В том же роде положение с пеночками и тем более чечевичниками. Большая синица в Европе очень одинока и, вероятно, пришла из Азии. В Европе, несомненно, развивались лазоревки (*Cyanistes*), но формы с предковыми чертами (*C. berezowskii* и *C. flavipectus*) живут по окраине горной Центральной Азии. Там же живут *Poeci'e songara, affinis* и *weigoldica*, объединяющие признаки северной *P. cincta*, таежной *P. borealis* и средиземноморской *P. lugubris;* имеют они признаки переходов к *P. palustris*, и там же уцелели еще формы, близкие к этому виду, тогда как в Европе все эти формы оказываются не расчлененными на виды (есть лишь подвиды).

Число московок (*Periparus*) в горной Азии также больше, чем в западной фауне, где их только две. Правда, из последних *Periparus ledouci* сохраняет первобытные черты, но она там очень одинока, и нет уверенности, что московки происходят из западного центра. Сойка с первобытными признаками живет в Китае, ореховки происходят во всяком случае не из Европы. Как видим, Центральная Азия, отчасти прилежащий Китай и горная Индия действительно могли быть центром расселения вышеуказанных форм. Для Сибири Центральная Азия могла дать ряд видов: *Janthia*, ряд пеночек, чечевичников, *Calliope*, возможно *Anthus hodgsoni*. Малые мухоловы (*Siphia parva*) по аналогичным же причинам могли произойти из Центральной Азии. Я не могу детально останавливаться на всех видах, могущих действительно выселиться из высокой Азии еще в те времена, когда климат ее не был столь континентальным и суровым,

[1] Я не упоминал отсюда дятлов Jyngipicus scintilliceps pygmaeus, раздробившегося на 9 форм. Их предки, несомненно, могли дать нашего малого пестрого дятла, да, пожалуй, и белоспинного. Последний на востоке Азии живет относительно также давно (на островах ответвились резкие формы, некоторые, как Dr. owstoni, — уже особые виды).

когда это была просто континентальная страна, на значительном протяжении еще лишенная ужасов пустынь. Одновременно лесная и особенно специфически таежная фауна формировалась в Восточной Сибири и Северной Америке, о чем уж неоднократно писалось (в последнее время Штегманом и Тугариновым). Следует отметить, что такие формы, как пищухи, поползни (группы *Sitta europaea*), пестрые и наши зеленые дятлы, большая синица, московка, гаички, да, пожалуй, и сойки легко приспособляются к самым различным лесам; теперь они — очень широко распространенные виды. И в этом виден универсализм возникавших в смешанных лесах и при континентальном, чреватом всякими переменами, климате. Меньшая часть центральноазиатов влилась в специфическую фауну тайги. В свою очередь сибирская тайга по Хинганскому мосту могла дать Центральной Азии трехпалого дятла, желну, кукшу, рябчика и некоторых других, но в конце концов немногих. Если исходить из темпов эволюции, то мы должны признать, что одна из значительных волн эмиграции современных видов из Азии в Европу началась в верхнем плиоцене, но продолжалась и увеличивалась в плейстоцене. Часть выселилась, вероятно, раньше.

Во вторую половину плейстоцена, особенно же в голоцене, Европа (точнее, ее хвойные леса) снабжалась главным образом из Восточной Сибири.

Широко распространенные формы дают основной фон Палеарктике как целому. Это не случайно: они пережили мучительную историю плейстоценовых лихолетий потому, что их предков воспитала капризная природа континентальной Азии. Osborn, Colbert, Matthew, Granger, Pilgrim и другие палеонтологи, изучая ископаемую фауну Центральной Азии (главным образом Монголии), нередко указывают то на один, то на другой предковый род, позже расселившийся далеко отсюда в Европу и Америку[1]. При этом оказывается, что древнее континентальное пятно Азии уже с палеогеновых времен служит очагом, где выковываются стойкие, приспособляющиеся формы.

Палеоботаника устанавливает, что азиатская флора («тургайская») Криштофовича, начиная с верхнего олигоцена, главным же образом с миоцена, нахлынула в Европу, вытеснив оттуда прежнюю подтропическую флору. Что с ней же вторгались и азиатские птицы — более чем вероятно. Палеорнитология указывает, что именно с этого же времени появляются в Европе типичные палеарктические птицы; меньшая часть, вероятно, явилась из Северной Америки. Мы, таким образом, улавливаем следующие миграции из Азии: 1) миоценовую; 2) предледниковую, как бы ни называть эти времена; 3) плейстоценовую; во время двух последних в Европу расселились все эти дупляные виды, как дятлы, поползни, пищухи, синицы, частью пеночки и долгохвостые синицы; 4) голоценовую. Именно в последнюю миграцию двигалась на запад волна таежников, но уже не из Центральной Азии, где обнаружилось засилье пустынь альпийской зоны, скалистых биотопов и усилилось образование узко специализованных форм, а из Восточной Сибири, где уцелело и формировалось царство тайги.

Европа имеет и свою автохтонную фауну. Центральная Азия наградила Европу также и формами горными.

---

[1] Об этом можно прочесть, например, в Amer. Mus. Novitates за 1923—1934 гг. в многочисленных описаниях найденного в Центральной Азии материала.

В сущности в разобранных явлениях мы имеем частное выражение общей закономерности развития животных и растений. Их история показывает, что предки наземных позвоночных и высших растений происходят из континентальных областей. Признаки рептилий, а тем более птиц и млекопитающих могли быть особенно полезными именно в переменчивых условиях континентального режима. Вместо кожи амфибий, нуждавшейся в увлажнении, — сначала роговые щитки, потом перья или шерсть; это позволило жить даже в пустыне. Теплокровность позволяла переносить холода и обеспечивала энергичные передвижения, столь важные именно в континентальных районах, где пищи не столь много, как во влажных тропиках. Прогресс большой коры головного мозга, усиление способностей к образованию условных рефлексов (индивидуальный «опыт») важнее также в континентальных областях. Всюду важно живорождение, но там, где детенышей ждет ночной холод, где матка вынуждается к долгим скитаниям в поисках корма, оно важнее. Предки голосемянных и (по Голенкину) покрытосемянных растений произошли также в континентальных местностях. Приспособляющиеся к ним приспособляются к переменным условиям, вырабатывая высшего типа признаки — относительной независимости.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Берг Л. С., Рыбы бассейна Амура, Записки Академии Наук, XXIV, № 9, 1902.
[2] Голенкин М. И., Победители в борьбе за существование, Москва, 1927.
[3] Гроссет Г. Э., О возрасте реликтовой фл ры равнинной европейской части СССР, Землеведение, т. XXXVII, вып, 5, 1935.
[4] Hartert E., Die Vögel der paläarktischen Fauna, Berlin, 1903—1923.
[5] Кайгородов Д., Изохроны хода весеннего поступательного движения, Орнит. вестник, 1911.
[6] Kendeigh S. Ch,. A study of Merriams temperature laws, The Wilson Bull., 44. 1932.
[7] Kendeigh S. Ch., The role of environment in the life of birds, Ecol. Monographs., 1934.
[8] Kleinschmidt O., Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens, Halle, 1926.
[9] Lambrecht K., Handbuch der Palaeornithologie. Berlin, 1933.
[10] Merriam C. H., Zone Temperatures, Science, 1899.
[11] Moreau R. E., On the Age of some Races of Birds. Ibis, 1930.
[12] Серебровский П. В., Роль климата в распространении птиц, «Природа и охота на Украине» № 1—2, 1924.
[13] Solomonsen F., Diluviale Isolation und Artenbildung, Proc. 7. Int. Kongr. Ornith. Amsterdam, 1931.
[14] Stegmann B., Die Herkunft der paläarktischen Taiga Vögel. Arch. f. Naturgesch., 1932.
[15] Steinbacher F., Die Verbreitungsgebiete einiger europäischer Vogelarten als Ergebnis der geschichtlichen Entwicklung. J. f. Ornith., H. 4, 1927.
[16] Тугаринов А. Я., К послетретичной истории ландшафта Сибири. Докл. АН СССР. 1925.
[17] Twomey A. C., Climatographic Studies of Certain Introduced and Migratory Birads Ecology, v. 17, № 1, 1936.
[18] Шарфф Р. Ф., Европейские животные, изд. «Природа», Москва, 1918.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. П. СЕМЕНОВ-ТЯН-ШАНСКИЙ

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ АЛЬПИЙСКИХ ФАУН

Настоящий очерк есть вклад в историю развития не только альпийских, но и вообще горных фауи. В нем автор устанавливает два основных пути развития горных фаун как последствия, с одной стороны, тектонических, с другой — вулканических процессов и путем анализа и соответствующей терминологии элементов горных фауи намечает основные черты и главные моменты истории их развития. Приводятся примеры, иллюстрирующие основные элементы горных фауи и наиболее характерные ареалы их слагаемых.

Под именем альпийских фаун мы разумеем всю совокупность животных форм, населяющих в настоящее время наиболее высоко поднятые горообразовательными процессами участки земной коры (горные массивы, хребты, плоскогорья).

Все альпийские фауны Земного шара имеют свой определенный облик и ограниченный, более или менее однородный или же биономически эквивалентный состав, обусловливаемый прежде всего строго определенными и всюду повторяющимися условиями существования; всюду в значительной мере однообразными на высокогорьях климатом и условиями субстрата и растительности[1].

Тип фауны альпийских зон надо признать одним из древнейших на Земном шаре, принимая во внимание, что горообразовательные процессы (вулканические, а затем и геотектонические) возникли на нем очень рано и порождали однообразные во все геологические эпохи условия существования для организмов.

---

[1] Хорошей иллюстрацией этого положения может служить состав фауны жужжелиц (семейство *Carabidae* отряда *Coleoptera*) альпийской зоны высочайшей на земном шаре горы Mount-Everest в Гималаях. Фауна эта (по Andrewes, 1930) слагается из представителей следующих родов: *Carabus, Nebria, Leistus, Paropisthius*, Broscosoma, Asaphidion, Bembidion, Tachys, Trechus, Diplous, Zabrus, Chydaeus*, Dioryche*, Orthonus, Harpalus, Trichotichnus, Stenolophus, Acupalpus, Psychristus, Amara, Pterostichus, Nirmala*, Abacetus*, Leucha*, Taphoxenus, Calathus, Megalonychus*, Dicranoncus*, Colpodes*, Anchomenus, Agarupa*, Desera*, Brachinus, Aephnidius*, Tetragonoderus*, Taridius*, Cymindis, Metabletus, Dromius, Risophilus, Stephana*, Lebia, Lebidia**.

Роды, отмеченные звездочкой (*)—тропического происхождения или же локализованные в пределах палеархеарктической подобласти; остальные имеют диапалеарктическое распространение. Роды, представленные в альпийской фауне Эвереста наибольшим числом видов (как *Amara* — 17 видов, *Anchomenus* — 10 видов, *Bembidion* — 9 видов, *Harpalus* — 6 видов), принадлежат именно к последней категории.

Состав животного населения альпийских зон был в разные геологические эпохи разным по происхождению, так как он вербовался из представителей животного населения нашей планеты в разных стадиях его развития. Поэтому в разные геологические эпохи биоценозы альпийской зоны могли быть до известной степени различными. Однако конечный результат адаптации к условиям альпийского существования, вследствие их неизменности, был всегда более или менее однороден, по крайней мере в определенных широтах, и можно допустить, что некоторые элементы альпийской фауны выработались уже очень давно, а в части случаев возникали полифилетически, повторяя один и тот же путь развития в разные геологические периоды.

В этом отношении животный мир альпийских зон можно поставить в параллель с фауной морских глубин и видеть в нем многие черты весьма древнего происхождения.

В образовании состава отдельных альпийских фаун или фаунул наряду с процессами миграционными большую роль играли также и процессы строго параллельной эволюции животных форм. Критический анализ видового состава многих характерных для альпийской зоны групп животных, в особенности таких, которые привязаны к почве и не способны на дальние перекочевки, показывает нам с полной очевидностью возникновение некоторых типов полифилетически, путем параллельного прохождения тех же путей эволюции с эквивалентным конечным результатом. Так, некоторые характерные для альпийских зон группы рода *Carabus* L. (*Coleoptera*) взаимно как бы повторяют друг друга на больших дистанциях в условиях полной и исконной альпийской изоляции; характернейший для альпийских зон тип видов рода *Carabus*, отмечаемый в систематике термином *Carabi cechenogenici* (цехеновидные жужжелицы), характеризующийся сильным развитием головы при более или менее уплощенных надкрыльях, возникал в горных странах, несомненно, многократно, совершенно независимо в разных областях. Так, он представлен в Пиренеях группой (подродом) *Iniopachys* Sol., на Кавказе — группой *Cechenus* Fisch.-W., в горах Туркестана — группами *Cratophyrtus* Rttr., *Cratocechenus* Rttr., *Leptoplesius* Rttr., в Тибете — группой *Eocechenus* Sem., в горах Китая — группой *Cryptocechenus* Sem. Все эти группы морфологически настолько близки между собою, что возникает ложное впечатление непосредственной между ними генетической связи. Еще сильнее это ложное впечатление производят группы *Microplectes* Rttr. и *Eotribax* Sem., ошибочно объединяемые современным монографом рода *Carabus* (L.) д-ром Ст. Бренингом в одну секцию *Microplectes*. Ту же картину наблюдаем мы и в некоторых других группах ряда *Carabi tribacogenici* (трибаковидные жужжелицы), как, например, во взаимоотношении подродов *Tribax* Fisch.-W. и *Deroplectes* Rttr.

В горах Чили голарктический род *Carabus* (L.), не представленный ни одним видом в Южной Америке, замещен близким морфологически, но самостоятельным филогенетически родом *Ceroglossus* Sol. — блестящий пример параллельного возникновения в горной обстановке вполне эквивалентных, аналогичных и конвергентно сближенных форм, развившихся из близко родственного родоначального материала мезозойской эры.

Полифилетическое происхождение групп (подродов) *Oreonebria*

Dan. и *Alpaeus* Bon. рода *Nebria* Latr. (*Coleoptera, Carabidae*), а также и некоторых других групп жесткокрылых, принимая во внимание географическое распределение их компонентов, также совершенно очевидно.

Широкое расселение выработавшихся в альпийской обстановке форм возможно было только в известных климатических условиях, именно при приближении равнинных условий существования к экологическим условиям альпийских зон. Эти благоприятные моменты возникали именно в периоды оледенений, которых, как известно, было несколько в разные геологические эры. Только в такие периоды обширных оледенений или вообще изменений климата в сторону его сильного охлаждения могли совершаться смещения и взаимообмен элементов альпийских фаун, причем постепенно вырабатывался и устанавливался тип фаун приполярных, в частности арктической и отчасти бореальной зон.

При условиях обратного изменения климата — в сторону его потепления и в особенности усиления сухости—происходили постепенные перекочевки в горы форм животных, прежде широко расселенных по равнинам. Геологическая история расселения видов рода *Ovis* L. — нынешних горных баранов, как это неоспоримо доказывают палеонтологические данные[1], прекрасно иллюстрирует это явление.

Во всяком случае, однако, как бы ни развивались временно миграционные процессы на равнинных и горных площадях, ядро животного населения всякой горной области надо искать в элементах ее фауны до совершившегося поднятия, элементах, нередко сильно видоизмененных, а затем уже в пришлых элементах.

Вообще надо помнить, что ареалы большинства ныне живущих форм во множестве случаев обусловливаются ареалами третичными, являясь иногда лишь незначительными их модификациями.

Применяя это общее правило к горным странам, мы приходим к картине постепенной переработки фауны по мере совершившегося в разных темпах поднятия целых участков земной коры со всеми им присущими фауной и флорой в их первоначальных естественных биоценозах[2].

Характер состава животного населения каждой альпийской области по его происхождению лучше всего определяется путем биономического анализа его слагаемых. Анализ этот резюмирован нами в следующей классификационной схеме элементов альпийских фаун[3].

---

[1] См. Н. В. Насонов, Географическое распространение диких баранов Старого Света, стр. 177—188, 1923.

[2] Первый подход к этой мысли мы находим у М. А. Мензбира в его книге «Зоологические участки Туркестанского края и вероятное происхождение фауны последнего», стр. 121—122, 1914.

В дальнейшем своем развитии мысль эта была высказана докладчиком впервые еще в 1922 г. в прениях по докладу Г. Г. Якобсона о географическом распространении рода *Oreomela* Jacobs., а затем подробнее развита им же в специальных докладах Зоологическому музею (ныне институту) Академии Наук СССР в 1924, 1925 (20/XI), 1926 гг. и в докладе III Всероссийскому съезду зоологов, анатомов и гистологов 1928 г. (см. Труды III Всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов, 1928, стр. 50—51). Позже мысли А. П. Семенова-Тян-Шанского были отражены в очерках Н. Н. Кузнецова-Угамского, Б. П. Уварова и покойного акад. П. П. Сушкина.

[3] Предварительно она была опубликована мною в 1928 г. в Трудах III Всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов.

I. Аконториты (acontorites[1]) — невольные горцы (пассивный элемент).

II. Геконториты (hecontorites[2]) — так сказать, добровольные горцы (активный элемент).

1. Ореогеннеты и гипсогеннеты (oreogenneti s. hypsogenneti[3]) — все горные и высокогорные автохтоны, сложившиеся в данной экологической обстановке. = I и II.

2. Филоры и филипсы (philori s. philypsi[4]) — формы, животных, привлеченные или привлекаемые горами или горными высотами. = II.

a) Ореапэки и гипсапэки (oreapoeci s. hypsapoeci[5]) — горные вселенцы.

b) Ореоксены и гипсоксены (oreoxeni s. hypsoxeni[6]) — привычные горные гости.

3. Ореофеты (oreotheti[7]) — горные приемыши. = I и II.

4. Хтамалориты (chthamalorites[8]) — равнинные формы, без морфологических изменений, прижившиеся в горах. = I и II.

Все формы животных, населяющие горные области и участки Земного шара, мы делим на две основные категории: аконторитов и геконторитов.

Под именем аконторитов (I) мы разумеем всех, так сказать, невольных горцев — формы животных, постепенно поднятые горообразовательными процессами вместе с почвой иногда на большую абсолютную высоту, оставшиеся на ней вследствие неспособности своей к быстрым и дальним миграциям и постепенно переработавшиеся физиологически, биономически, а в большинстве случаев и морфологически в процессе адаптации к новым условиям существования (морфический путь эволюции). В эту категорию входят прежде всего все формы насекомых, прочно привязанные к почве, как, например, бескрылые представители семейства *Carabidae* и других семейств жуков, все высокогорные бескрылые виды кобылок (*Acridiodea*), некоторые муравьи (*Formicidae*), привязанные к определенным растительному субстрату и почвенным условиям виды шмелей (*Bombidae*), некоторые многоножки (*Myriopoda*), ложноскорпионы (*Pseudoscorpiones*), дождевые черви (*Lumbricidae*), некоторые моллюски и т. д.; из позвоночных животных могут быть названы здесь высокогорная ложная саксаульная сойка (*Pseudopodoces humilis* Hume), живущая на значительной высоте в Западном Тибете и гнездящаяся в норах мелких млекопитающих, а также горные агамы (виды подрода *Stellio* Daud. рода *Agama* Daud.); из млекопитающих можно назвать так называемую Прометееву мышь (*Prometheomys* Sat.) на Кавказе и представителей рода слепышей (*Ellobius* Fisch.) в горах Средней Азии.

---

[1] ἄκων + ὀρείτης.

[2] ἑκών + ὀρείτης.

[3] ὄρος + γεννητός; ὕψος + γεννητός.

[4] φίλος + ὄρος; φίλος + ὕψος.

[5] ὄρος + ἄποικος; ὕγος + ἄποικος.

[6] ὄρος + ξένος; ὕψος + ξένος.

[7] ὄρος + θετός.

[8] χθαμαλός + οἰκητής.

Геконторитами (II) мы называем, напротив, всех, так сказать, добровольных горцев, т. е. формы животных, вселившиеся извне в данную горную обстановку и прижившиеся в ней, как, например, целый ряд видов млекопитающих, характерных для горных областей, в том числе и для альпийской зоны: горные бараны (*Ovis* L.), горные козлы и туры (р. *Capra* L.), тибетские яки (р. *Poëphagus* Gray), кабарги (*Moschus* L.), беломордый марал [*Cervus* (*Przevalskium*) *albirostris* Przev.] и некоторые другие оленевые (*Cervidae*), многие виды птиц, бабочек (*Lepidoptera*), перепончатокрылых, мух и других подвижных насекомых.

С другой стороны, мы делим все свойственные горам формы животных по их происхождению на следующие основные категории.

1. Ореогеннеты и гипсогеннеты. Под этими терминами мы разумеем формы животных, сложившиеся в горной (или высокогорной) обстановке, в которой они приобрели свои и морфологические и, в большинстве случаев, биономические особенности. Лучшими примерами этой категории могут служить все виды жуков-листоедов рода *Oreomela* Jacobs., мелкие жужжелицы рода *Colpostoma* Sem. в горах Средней Азии, крупные жужжелицы (*Carabus*) из подродов *Tribax* Fisch.-W., *Microplectes* Rttr., *Eotribax* Sem., *Platycarabus* A. Mor., *Cechenus* Fisch. W., *Iniopachys* Sol., *Cratocechenus* Rttr., *Eocechenus* Sem., *Cryptocechenus* Sem., *Leptoplesius* Rttr., *Neopleslus* Rttr., группы *Oreonebria* Dan. и *Alpaeus* Bon. рода *Nebria* Latr., подрод *Chaetoleistus* Sem. рода *Leistus* Fröhl., некоторые группы рода *Trechus* Clairv. (семейство *Carabidae*), некоторые роды семейств *Catopidae* (как, например, *Dzungarites* Jeann.) и *Silphidae*, роды *Hypsogenia* Sem. и *Pedilus* Fisch.-W. (семейства *Pedilidae*); из прямокрылых особенно характерные для горных частей Туркестана роды *Conophyma* Zub., в котором ныне, по Л. Л. Мищенко, насчитывается около 60 видов, *Gomphomastax* Brunn.-W., *Paedomastax* C. Bol., *Tropidauchen* Sauss., исключительно высокогорные роды бескрылых кобылок *Dysanema* Uv. (его представители живут на Эвересте на высоте от 4 400 до 5 000 м), *Hypernephia* Uv. (там же, на высоте до 5 800 м), *Orinippus* Uv. (Западный Тибет, до 4 060 м), *Indopodisma* Dovn. (Гималаи), *Oreoptygonotus* Tarb., *Ptygonotus* Tarb. (горы Западного Китая), *Vocarodes* Fisch.-W., *Plocerus* Fisch.-W., *Micropodisma* Dovn. на Кавказе, *Podisma* Latr., *Odontopodisma* Dovn. и *Pseudoprumna* Dovn. в горах Западной Европы, роды уховерток *Oreasiobia* Sem. и *Mesasiobia* Sem. (первый из них бывает обычно представлен в Туркестане на высотах, во многих случаях превосходящих 3 000 м), подроды *Burriola* Sem. и *Borelliola* Sem. рода *Anechura* Scudd., виды родов *Chelidura* Latr. и *Pseudochelidura* Verh. в горах Западной Европы; среди жуков множество видов рода *Otiorrhynchus* Germ. и т. п.; из млекопитающих мы можем назвать серн (род *Rupicapra* Blainv.) в Европе и на Кавказе, куку-яманов (род *Pseudois* Hodgs.), антилоп-ороиго (род *Pantholops* Abel) в Тибете, горалов (род *Nemorrhoedus* H. Smith) по высокогорьям палеархеарктической подобласти и даже в пределах Индо-Малайской области (о. Суматра). Формы животных этой категории могут быть по своему происхождению как аконторитами, так и геконторитами (I и II).

2. Терминами филоры и филипсы мы обозначаем формы животных, привлеченных или привлекаемых горной обстановкой извне и уживающихся с этой обстановкой, хотя бы временно. Эта кате-

гория животного населения горных областей, состоящая только из геконторитов (II), включает в себя две группы:

а) Ореапэки и гипсапэки — формы животных, привлеченные горной (или высокогорной) обстановкой и окончательно в ней осевшие, сделавшись прочными горными вселенцами. Хорошими примерами биономической группы горных колонистов, иногда относительно древнего происхождения, могут быть все горные виды рода баранов (*Ovis* L.), красный волк (*Cyon alpinus* Pall.), горные виды рода зайцев (*Lepus* L.), горные медведи (*Ursus* L.), лисицы (*Vulpes* Briss.), кавказский зубр (*Bison bonasus caucasicus* Sat.), тибетский як (*Poëphagus mutus* Przev.), бо́льшая часть видов рода сеноставок (*Ochotona* Link. = *Lagomys* Cuvier), сурков (*Marmota* Blumenbach); все почти характерные оседлые или гнездующие в горах птицы, как, например, клушицы и альпийские галки (*Pyrrhocorax* Vieill.), уллары (*Tetraogallus* Gray), кулик-серпоклюв (*Ibidorrhyncha struthersi* Vigors), горные кулики: *Heteroscelis incanus* Baird., *Numenius minutus* Gould., *Charadrius mongolus* Pall., горный дупель (*Gallinago solitaria* Hodgs.), гнездующий и отчасти зимующий в горах Средней Азии, горный, так называемый индийский гусь (*Anser indicus* Lath.), горные куропатки (*Alectoris* Kaup.), лофофоры (*Lophophorus* Temm.) в альпийской обстановке палеархеарктической подобласти; характерные для высокогорий той же подобласти роды фазановых: *Crossoptilon* Hodgs., *Ithaginis* Wagl., *Tetraophasis* Ell., тундрянка (*Lagopus mutus* Mont.) в европейских Альпах, обыкновенный тетерев (*Lyrurus tetrix* L.) в горах Европы и Сибири, кавказский тетерев (*Lyrurus mlokosseviczi* Tacz.), ягнятник (*Gypaëtos* Storr.), грифы (*Gyps* Sav.), характерные для альпийской зоны разных горных областей виды снежных вьюрков (*Montifringilla* Brehm и *Leucosticte* Swains.) и др.; бо́льшая часть горных рыб, бабочек (*Lepidoptera*, особенно *Rhopalocera*), ручейников (*Trichoptera*), некоторые прямокрылые саранчевые, как, например, горные виды рода *Bryodema* Fieb., многие гигро- и гидрофилы из жуков, как, например, *Dytiscidae*, *Gyrinidae*, *Hydrophilidae*, все горные виды жуков-скакунов (*Cicindela* L.), многие мелкие жужжелицы из родов *Nebria* Latr., *Patrobus* Steph., *Deltomerus* Motsch., *Bembidion* Latr. и др.; представители арктического рода *Diachila* Motsch. (из того же семейства *Carabidae*): *D. polita* Fald. в горах Алтая и *D. fausti* Heyd. в горах Семиречья (ледниковые реликты); бореальный *Pytho depressus* L. (*Coleoptera, Pythidae*) в горах Семиречья; северо-сибирская жужжелица *Carabus* (*Megodontus ermaki* Lutshn.) в альпийской зоне западных Саян (Минусинский округ), также жуки-навозники (*Coprophaga*), в особенности горные и альпийские виды рода *Aphodius* I II.

b) Ореоксены и гипсоксены — формы животных, привлекаемые горной (или высокогорной) обстановкой и являющиеся в ней привычными гостями на определенный период времени. Примером могут служить: перелетная саранча (*Locusta migratoria* L.), встречающаяся в фазе *danica* L. на Эвересте на высоте до 4700 м, крылатая кобылка *Bryodema tuberculatum holdereri* Kr. (там же, в тех же условиях), многие божьи коровки (*Coccinellidae*), в том числе обыкновенная семиточечная (*Coccinella septempunctata* L.) и более мелкая *Bulaea lichatshovi* Humm. на их зимовках, уховертка *Anechura asiatica* Sem., многие *Hymenoptera*, *Diptera*, *Odonata*, отчасти *Lepidoptera* (как, например, *Sphingidae*) и другие виды насекомых, привлекаемые горной и, в частности, альпийской растительностью.

3. Ореофеты. Этим термином мы отмечаем всех, так сказать, горных приемышей — все животные (как и растительные) формы, нашедшие убежище в горной обстановке (микроклимат, условия инсоляции) от изменившихся условий существования и поэтому пережившие в этой обстановке целые геологические периоды. Среди форм этой категории мы встречаем, следовательно, целый ряд характернейших реликтов минувших геологических времен, реликтов, имеющих или чрезвычайно суженные в наши дни или же характерно разорванные ареалы обитания.

Ярким примером того, что горная обстановка давала отдельным видам возможность переживать неблагоприятные для них условия существования, может служить нахождение в наши дни в горной части Таврического полуострова таких типичных третичных реликтов, как крупный представитель тропического рода щелкунов *Alaus* Eschsch. (*A. parreyssi* Stev.) и гигантских жужжелиц восточносредиземноморского подрода *Procerus* Dej.; защищенные невысокими горами, в особых условиях их микроклимата эти насекомые пережили весь ледниковый период, когда до гор Крыма доходили с севера такие бореальные формы животных, как песец, северный олень и белая куропатка[1].

Лучшим примером ореофетов может служить род *Broscosoma* Putz. из семейства жужжелиц (*Carabidae*). Его немногочисленные виды распределяются географически следующим образом: три вида занимают ничтожные ареалы очень близко друг к другу в Южном Тироле и в примыкающих к нему горах: на Monte Baldo, Monte Cadria, Cima Tombea и Monte Impichea (*Broscosoma baldense* Putz.), на Monte Pasubio (Лессинские Альпы) (*Br. pasubianum* Weismandl) и на вершине Monte Alben (Альпы-Бергамаские) (*Br. relictum* Weismandl). Виды, ближайшие географически к трем названным, *Br. gracile* Andr. и *Br. ribbei* Putz. живут в Сиккиме на южных склонах Гималайского хребта; один вид (*Br. moriturum* Sem.) известен из высоких гор китайской провинции Сычуань; наконец, последний известный вид рода *Br. dönitzi* Har. (*elegans* H. W. Bates) встречается исключительно в горах о. Ниппона (Япония). Хорошим примером ореофетов могут служить также и представители рода *Apteroloma* Hatch. из семейства *Silphidae*; его виды распределены географически так: два вида (*A. turkestanicum* Sem. и *A. jankovskii* Sem. & Zn.) живут в горах Туркестана; один вид (*A. anglorossicum* Sem.) живет высоко в Гиндукуше; в Кашмире и Гималаях живут два вида (*A. rosti* Portev. и *A. harmandi* Portev.); один вид (*A. kozlovi* Sem. & Zn.) известен из северо-восточного Тибета; два (*A. davidi* Fairm. и *A. potanini* Sem.) — из гор западного Китая; два вида (*A. calathoides* Portev. и *A. discicolle* Lewis) в горах о. Ниппона (Япония); наконец, три вида (*A. caraboides* Fall., *A. tahoeca* Fall. и *A. tenuicorne* Lec.) обитают в горах Северной Америки. Ореофетом в горах Западной Европы должен быть признан также бореальный вид близкого монотипического рода *Pteroloma* Gyll., *Pt. forstroemi* Gyll. Вполне типичен для категории ореофетов также род *Brachyloma* Portev. с двумя видами в горах Японии и Юннани. В качестве дальнейших примеров ореофетов можно привести всех палеарктических и неарктических представителей немногочис-

[1] Оба названных вида жесткокрылых не являются при этом типичными горными формами, и первый из них (*Alaus parreyssi* Stev.) в Западном Закавказье встречается в равнинных условиях, будучи биологически привязан к сосне *Pinus pithyusa*.

ленной группы жужжелиц *Myadini* (*Trigonognathini*): все виды родов *Myas* Dej., *Xenion* Tschitsch., *Aristochroa* Tschitsch., *Steropanus* Fairm. и *Trigonognatha* Motsch. Вполне типичными ореофетами можно признать также все горные виды рода *Cychrus* F., а также сохранившихся только в горах западного Китая монотипических ныне родов *Cychropsis* Boil. и *Cephalornis* Sem.; род *Eustomis* Sem., единственный известный вид которого (*Eu. formosus* Sem.) уцелел в Заилийском Алатау (Семиречье); род *Liochirus* Tschitsch., единственный известный вид которого (*L. cyclocerus* Solsky) живет, с одной стороны, в горах Туркестана, с другой — в Туркмено-Хорасанских горах (Копет-даг); монотипический род *Bronislavia* Sem. в горах Таджикистана; род *Martyr* Sem. & Zn., представленный двумя видами в восточном Тяншане и горах провинции Ганьсу; два вида преимущественно палеархеарктического рода *Trichotichnus* A. Mor. в горах Средней Европы; подобный же пример являет представитель восточноазиатского теперь рода *Palaeocimbex* Sem. (*Hymenoptera, Tenthredinidae*) в горах Западной Европы. Далее можно назвать все живущие в горах виды рода *Evodinus* Lec. (жуки семейства *Cerambycidae*), род *Cornumutila* Letzn. (из того же семейства *Cerambycidae*) во французских Альпах и горах Силезии, характерный обитатель сибирской тайги жук *Trichodes irkutensis* Laxm. в баварских Альпах. Очень близкий к неарктическому роду *Opisthius* Kirby палеархеарктический род *Paropisthius* Casey (семейства *Carabidae*), два вида которого живут: один (*P. davidi* Fairm.) в горах китайской провинции Юннань, другой (*P. indicus* Chaud.) в альпийской зоне Сиккима; роды *Chaetobroscus* Sem. (в горах Кашмира), *Deltomerus* Motsch. (в горах Кавказа), *Ametor* Sem. (в горах Туркестана) могут быть также названы в качестве примера ореофетов. Присутствие в тропической Африке в Альпах Абиссинии отдельных видов таких родов, как *Amara* Bon., *Calathus* Bon., *Cymindis* Latr., *Bembidion* Latr., *Trechus* Clairv., *Ocypus* Steph., *Deleaster* Erichs., *Otiorrhynchus* Germ., чуждых тропической Африке, должно рассматривать так же, как явление переживания благодаря горной обстановке. Из позвоночных хорошими примерами той же категории ореофетов могут служить: занимающий ничтожный ареал в горах Семиречья, именно только в Джунгарском Алатау, большой горный семиреченский тритон (*Ranodon sibiricus* Kessl.), горные тритоны восточной части Малой Азии (род *Veurergus* Cope) и саламандры (роды *Salamandra* Laur. и *Mertensiella* Wolterstorff), модифицированная соня (род *Myomimus* Ogn.) в Туркмено-Хорасанских горах.

Ореофеты могут быть как аконторитами, так и геконторитами (I и II).

4. Под именем хтамалоритов мы разумеем все формы животных, которые сложились в равнинной обстановке и лишь позже, в силу тех или иных условий, стали горными иммигрантами, не претерпев никаких существенных морфологических изменений от вселения в горную обстановку. Наиболее показательными примерами этой категории горных животных могут служить все представители степной фауны, поднимающейся на значительную высоту, вместе со степной растительностью, во многих местах Средней Азии, прежде всего на Алтае. В этих условиях мы видим в горах, нередко на значительной высоте, представителей таких типичных для степного ландшафта родов, как, например, среди жесткокрылых роды *Lethrus* Scop., *Compsodorcadion* Ganglb., *Blaps* F., *Prosodes* Eschsch., *Deracanthus* Schönh., *Neodorcadion* Ganglb., *Ceratodirus* Fisch.-W.

(последний только в горах Семиречья) и многие др.; степную гадюку (*Vipera renardi* Christ.), жуков: жужжелицы *Carabus* (*Megodontus*) *violaceus aurolimbatus* Dej., хрущика *Lasiopsis caninus* Zubk. — в горах Кавказа. В эту же категорию горных жителей мы относим волка (*Canis lupus* L.), шакала [*Canis* (*Thos*) *aureus* L.], зайца-беляка (*Lepus timidus* L.), белую куропатку (*Lagopus lagopus* L.).

Хтамалориты могут быть как аконторитами (I), так и геконторитами (II). Активное вселение в горы равнинных, в частности степных, животных в поисках лучших условий питания имело место во множестве случаев. Лучшим примером этого могут служить вселения пустынной антилопы-джейрана (*Gasella subgutturosa* Güld.) в горы Средней Азии, например, в Семиречье между хребтами Заилийским Алатау и Кунгеем, где она нашла себе приют на дне исчезнувшего озера (плато Сюгаты), или на плоскогорье западного Тибета (здесь джейран образовал уже особую, но слабо выраженную расу *G. subgutturosa reginae* Adlerberg). С другой стороны, имеется много случаев постепенного поднятия горообразовательными процессами равнинных, в частности степных и даже пустынных, элементов на значительные высоты, где они, в силу большой биономической эластичности, выжили без существенных морфологических изменений. Ярким примером этого явления может служить нахождение на большой высоте (до 4 000 м) одного вида рода *Cymindis* Latr., принадлежащего к полупустынному подроду *Psammoxenus* Chaud. (*Cymindis nivicola* Sem.) на Памиро-Алае, в то время как другой вид того же подрода (*C. hyaloptera* Sem.) живет в горной обстановке китайского Туркестана, а тип подрода *C. sabulosa* Chaud. свойственен исключительно полупустыням Нижнего Заволжья. В высокой степени показательно также нахождение нескольких типичных равнинных представителей семейства чернотелок (*Tenebrionidae*) в горных местностях Восточного Закавказья (наблюдения А. В. Богачева).

На основании всего изложенного мы можем себе представить процессы эволюции альпийских фаун следующим образом.

В случаях вулканических поднятий земной коры в виде отдельных пиков или горных массивов их животное население, за исключением лишь немногих мелких животных, привязанных к почве, могло быть только пришлым (геконторитным), относясь к категориям ореапэков и гипсапэков, ореофетов и хтамалоритов, постепенно, на протяжении геологических периодов, вырабатывая в некоторых случаях также и своих ореогеннетов и гипсогеннетов. Исконный фонд фауны участков земной коры, поднятой вулканическими процессами, или погибал в значительной своей части, в результате не только быстрого поднятия, но и извержений, или откочевывал.

Горообразовательные процессы тектонические, результатом которых было образование горных хребтов, во многих случаях большого протяжения, и обширных нагорий, вследствие того, что эти процессы протекали в большинстве случаев медленно, с многовековыми перерывами, создавали обстановку, при которой исконный фонд фауны в его первоначальных биоценозах поднимался на значительные высоты постепенно, что́ давало возможность одним животным формам на протяжении многих тысячелетий постепенно приспособляться к новым условиям существования (микроклимат, субстрат), образуя (физиологически и морфологически) новые формы (ореогеннетов и гипсогеннетов) или же совершая постепенные перемещения (мигра-

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ
Apteroloma Hatch
Broscosoma Putz.
Canophyma Zub.
Carabi cechenogenici
Diachila Motsch.
MACUITAS
500 0 500 1000 1500 км

ции аборигенов, расселение ореогеннетов). При этом происходили, несомненно, и обширные процессы колонизационные (ореапэки, гипсапэки, орео- и гипсоксены, хтамалориты и во многих случаях ореофеты-геконториты). Благодаря разнообразию климатических и микроклиматических условий в горных участках тектонического происхождения, именно в них создавалась обстановка, наиболее благоприятная для всех условий переживания (ореофеты).

Периоды оледенений и вообще изменений климата в сторону его охлаждения вызывали в разные геологические эпохи обширные смещения альпийских фаун и в некоторых случаях (как это имело место, несомненно, в период четвертичных оледенений) выход многих ореогеннетов на равнину и расселения по ней, с одной стороны, в северном направлении, с другой — в соседние горные области.

На прилагаемой карте указаны ареалы некоторых наиболее характерных для гор групп насекомых.

I. Широко разобщенные ареалы семи подродов ряда *Carabi cechenogenici* (*Coleoptera, Carabidae*), жужжелиц, наиболее характерных для альпийской зоны (гипсогеннеты): подрод *Iniopachys* Sol. (*1*), подрод *Cechenus* Fisch.-W. (*2*), подрод *Cratophyrtus* Rttr. (*1*), подрод *Cratocechenus* Rttr. (*4*), подрод *Leptoplesius* Rttr. (*5*), подрод *Eocechenus* Sem. (*6*),подрод *Cryptocechenus* Sem. (*7*).

Пример параллельного развития морфологически близких между собою форм под влиянием однородных условий существования в альпийской зоне.

II. Широко разобщенные ареалы семи реликтовых видов рода *Broscosoma* Putz. (*Coleoptera, Carabidae*), нашедшего убежище в горных местностях (ореофеты): *Br. baldense* Putz. (*1*), *Br. pasubianum* Weismandl (*2*), *Br. relictum* Weismandl (*3*), *Br. ribbei* Putz. (*4*), *Br. gracile* Andr. (*5*), *Br. moriturum* Sem. (*6*), *Br. dönitzi* Har (*7*).

III. Широко разобщенные ареалы десяти палеарктических видов рода *Apteroloma* Hatch. (*Coleoptera, Silphidae*) (ореофеты): *A. turkestanicum* Sem. (*1*), *A. jankovskii* Sem. & Zn. (*2*), *A. anglorossicum* Sem. (*3*), *A. rosti* Portev. (*4*), *A. harmandi* Portev. (*5*), *A. kozlovi* Sem. & Zn. (*6*), *A. davidi* Fairm. (*7*), *A. potanini* Sem. (*8*), *A. calathoides* Portev. (*9*), *A. discicolle* Lewis (*10*).

IV. Ареал бореально-арктического рода *Diachila* Motsch. (*Coleoptera, Carabidae*), имеющего своих представителей в горных местностях (Алтай и Заилийский Алатау) (ореапэки — реликты ледникового периода).

V. Локализованный в горах Средней Азии ареал богатого видами рода Conophyma Zub. (*Orthoptera, Acrididae*) (ореогеннеты).

Процессы деградации альпийских и вообще горных фаун в результате постепенного сглаживания рельефа страны путем выветривания и денудации горных пород в план настоящего очерка не входят.

В заключение считаю приятным долгом поблагодарить д-ра биологических наук Б. К. Штегмана, К. К. Флерова и д-ра б. н. Г. Я. Бей-Биенко за проверку некоторых из приведенных выше данных и за другое содействие в моей работе. Выражаю мою искреннюю благодарность также и проф. Л. С. Бергу и К. В. Арнольди за несколько полезных указаний и другую помощь при составлении настоящего очерка.

A. P. SEMENOV-TIAN-SHANSKIJ. LES PRINCIPAUX TRAITS DE L'ÉVOLUTION DES FAUNES ALPESTRES

RÉSUMÉ

Le fond de chaque faune alpestre se compose d'une modification des habitants du même territoire avant l'origine des procédés oréogènes.

Il y a toujours une différence entre l'évolution des faunes des montagnes d'origine volcanique et de celle des montagnes d'origine géotectonique, puisqu'il est évident que les premières se composaient exclusivement d'éléments colonisateurs.

L'effectif de chaque faune alpestre et son origine ne pouvant être définis que par une analyse bionomique de ses éléments, nous proposons la classification suivante de ses derniers:

I. Acontorites — montagnards forcés (élément passif).

II. Hécontorites — montagnards spontanés (élément actif).

1. Oréogennètes et hypsogennètes — toutes les formes autochthones, originaires dans le présent paysage alpestre (= I et II).

2. Philores et philypses — formes animales attirées par les montagnes ou par les sommités (= II).

a) Oréapèques et hypsapèques — montagnards-colons.

b) Oréoxènes et hypsoxènes — hôtes habitués des montagnes ou de leurs sommités.

3. Oréothètes — formes animales adoptives des montagnes (= I et II).

4. Chthamalorites — formes animales propres aux plaines, devenues montagnards sans modifications morphologiques manifestes.

ПРЕНИЯ ПО ДОКЛАДУ А. П. СЕМЕНОВА-ТЯН-ШАНСКОГО

Председатель. Труд А. П. Семенова-Тян-Шанского огласит К. В. Арнольди. Он называется «Основные черты истории развития альпийских фаун».

Арнольди. По просьбе А. П. Семенова-Тян-Шанского и ввиду невозможности для него присутствовать на конференции я согласился прочитать здесь один из его докладов, причем, по договоренности с А. П., взял второй доклад, как наиболее полный.

Лукьянович. Какова здесь категоризация понятия «альпийский»? Ведь речь идет вообще о горных условиях,— под понятием «альпийский» подразумевается определенный флористический комплекс,— или здесь речь идет вообще о формировании горной фауны? Тогда придется брать вопрос шире и ставить его в разрезе вертикальной зональности.

Я второй раз слушаю этот доклад и должен сказать, что флористической вертикальной зональности мы здесь не чувствуем, альпийские же термины здесь не применимы.

Арнольди. Мне трудно что-нибудь сказать по этому поводу, так как я читаю чужой доклад. Но, насколько я понимаю А. П., он, конечно, имел в виду горные и преимущественно альпийские области. Таким образом строгого различия у него здесь нет.

Председатель. Кому угодно еще высказаться?

Голос. Я слышал этот доклад впервые в 1927 г. на 3-м съезде зоологов.

(Председатель. С этими терминами?)

Да. И уже тогда мне было неясно, каков здесь принцип классификации: имеем ли мы в данном случае две различные классификации, или это одна цельная классификация. Я не мог уловить здесь основных принципов, положенных в основу разделения этих фаун.

А р н о л ь д и. Насколько я понимаю А. П., он хотел провести это разделение так, что можно подходить к горным животным по их происхождению с двух точек зрения: с одной стороны, это есть пассивный, а с другой — если хотите — активный элемент. Он разделяет эти группы.

П р е д с е д а т е л ь. Я хотел спросить, какая разница между «горными вселенцами» и «горными приемышами»? И те и другие являются добровольными.

А р н о л ь д и. Вселенцы — это более широкое понятие, а ореофеты — это те, которые выживают в исключительных условиях под защитой горных массивов и т. д.

П р е д с е д а т е л ь. Тут уж очень много слов. Надо было бы, чтобы под ними было больше содержания. Раз говорят о вселенцах и приемышах, то между ними должна быть какая-то разница.

А р н о л ь д и. Насколько я понимаю это дело, разница тут есть. Приемыши — это ореофеты.

П р е д с е д а т е л ь. А что — ореапэки?

А р н о л ь д и. Когда создавались благоприятные условия для переживания данного вида, то в результате получились широкие разобщенные в настоящее время ареалы, связанные с горами. А горные вселенцы могут быть самых различных категорий, которые сюда не подходят.

Все это имеет объяснение в тексте доклада.

Д. Н. К а ш к а р о в. Я хочу сказать относительно терминологии следующее. Новую терминологию надо вводить тогда, когда она помогает работать, а эта терминология может только запутать. Поэтому я против нее возражаю. Альпийская фауна — это совершенно определенная фауна с определенной адаптацией к определенным условиям. Как же она поднималась снизу? Сперва она должна была быть степной фауной, затем, когда она поднялась на 1 200 м, то стала лесной, и т. д. Тут такие превращения, которые совершенно невероятны. Как она могла перенести все эти условия, нисколько не изменившись?

А р н о л ь д и. Основная идея А. П. заключается в том, что так или иначе эта фауна оставалась на месте и переделывалась по мере поднятия. Это те же виды, которые были в третичное время на этой же территории; но сейчас они имеют совершенно другой характер — или морфологический или физиологический.

И. В. К о ж а н ч и к о в. По поводу этих делений я хотел сказать несколько слов относительно критериев таких группировок: горные добровольцы, горные вселенцы и т. д. Ведь каждый термин должен иметь какой-то критерий. Здесь эти термины вызывают недоумение. Как можно говорить о животных, что они вольные или невольные вселенцы, когда вопрос о миграциях ставится совершенно другим путем. Вся эта терминология, повидимому, не отвечает тому существу вопроса, которое здесь должно быть. Если предполагать здесь какую-то новую терминологию, то это должна быть терминология совершенно другого порядка. Здесь нужны экологические и исторические критерии, основанные, конечно, не на вольности или невольности этих вселенцев. Мне это совершенно понятно. Здесь, повиди-

мому, нет критериев для этих терминов, а если бы они были, то не было бы самих этих терминов.

Ответа на это замечание в стенограмме не имеется. Автор же доклада дает следующее разъяснение.

В основу предлагаемой классификации элементов альпийских фаун положен именно критерий исторический. Экологический критерий для этой классификации недостаточен, а отчасти и совсем неприменим. Экологические группировки менялись многократно на протяжении геологических периодов, не представляя вообще ничего постоянного. В разные геологические моменты и состав биоценозов был разный, как об этом свидетельствуют палеонтологические данные. Многое из того, что характерно в наши дни для альпийской зоны, могло иметь иной экологический характер во времена, например, палеогена. Даже вертикальные экологические зоны в разные геологические периоды могли быть выражены разно. Так, например, зона горных лесов могла быть совершенно не выраженной, как она не выражена и в наши дни во многих нагорьях и горных хребтах Средней Азии.

Термины «аконтериты» (невольные горцы) и «геконтериты» (добровольные горцы) нам представляются вполне рациональными и совершенно необходимыми потому, что они освещают исторический процесс складывания и развития альпийских и вообще горных фаун, выясняя в деталях их происхождение. Само собой разумеется, что животные, активно вселявшиеся в горы в поисках лучших условий существования, могут быть названы добровольными горцами в отличие от тех, которые оказались в этой обстановке совершенно пассивно, как жертвы геотектонических процессов.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

G. U. LINDBERG

DIE ICHTHYOLOGISCHE FAUNA DES JAPANISCHEN MEERES UND DIE GESCHICHTE IHRER ENTSTEHUNG

Der Autor beschäftigt sich mit der Erforschung der ichthyologischen Fauna der kontinentalen Küste des Japanischen Meeres seit dem Jahre 1923. Im Jahr 1930 wurde von ihm zusammen mit Prof. Soldatov eine Übersicht der Meeresfische des Fernen Ostens veröffentlicht. Seit jener Zeit haben unsere Kenntnisse der Fische des Japanischen Meeres — sowohl der kontinentalen als auch der japanischen Küste — bedeutend zugenommen, und es ist der Zeitpunkt eingetreten, nicht nur eine zusammenfassende Liste der Fische dieses ganzen Meeres zu geben, sondern auch auf Grund der angehäuften Tatsachen einige Erwägungen über die Herkunft der ichthyologischen Fauna dieses im hohen Grade eigenartigen Meeresbeckens auszusprechen.

Gegenwärtig hat der Autor sowohl die Bearbeitung der Felduntersuchungen am Orte (zuletzt besuchte der Autor das Japanische Meer im Jahr 1934) als auch der Sammlungen des Zoologischen Instituts der Akademie der Wissenschaften der UdSSR beendet. Für diese Arbeit hat der Autor auch die gesamte zugängliche Literatur benutzt. Vorliegender Aufsatz gibt den Inhalt des Vortrags, den der Verfasser vor der Konferenz der Biologischen Gruppe der Akademie der Wissenschaften der UdSSR in Moskau gehalten hat, wieder und stellt eine etwas erweiterte Zusammenfassung der angegebenen Arbeit dar.

Die Hauptaufgabe des vorliegenden Vortrags besteht in der Besprechung einiger Momente der Herkunft der ichthyologischen Fauna des Japanischen Meeres und seines Einzugsgebiets auf Grund einer Analyse unserer gegenwärtigen Kenntnisse über den Bestand und die Verbreitung dieser Fauna, sowie auf Grund der Eigentümlichkeiten des hydrologischen Haushalts und der Geologie dieses Gewässers. Betrachten wir vor allem die Eigentümlichkeiten der Hydrobiologie des Japanischen Meeres, um danach bei dem Bestande und der Verteilung der rezenten ichthyologischen Fauna zu verweilen und zum Schluss einige Betrachtungen über die Entwicklungsgeschichte der ichthyologischen Fauna des Japanischen Meeres und seines Einzugsgebiets, sowie über einige paläogeographische Veränderungen in der Konfiguration der Ostküste Asiens während der Quartärperiode auszusprechen.

In hydrologischer Hinsicht stellt das gegenwärtige Japanische Meer ein Innenmeer mit seichten (nicht tiefer als 165 m) Meerengen, mit sehr eigenartigem hydrologischem Haushalt dar, der sich von dem Haushalt der Nachbarmeere und des Ozeans scharf unterscheidet, mit charakteristischen und scharf ausgeprägten Saisonveränderungen, besonders im

nordwestlichen Teile des Meeres. Das Japanische Meer stellt im wesentlichen eine tiefe Einsenkung (fast 4 000 m Tiefe) mit sehr steilen kontinentalen Böschungen dar, die fast bis zum Rande mit kaltem Wasser angefüllt ist. Unter der Isobate von 500 m übertrifft die Wassertemperatur nicht 1°C und schwankt von 0.2 bis 0.5°C. In der Tiefe von 300 m schwankt die Temperatur von 0 bis 5°C. Der Einfluss der Kurosiwo erstreckt sich, nach Uda[1] (1934), in der Vertikale nicht über 200 m. Diese Eigenart des thermischen Haushalts im Japanischen Meer ist aus dem beigefügten Schema eines hydrologischen Durchschnittes von Kituki bis Seisin (Abb. 1) und von Kituki bis Fusan (Abb. 2) leicht ersichtlich.

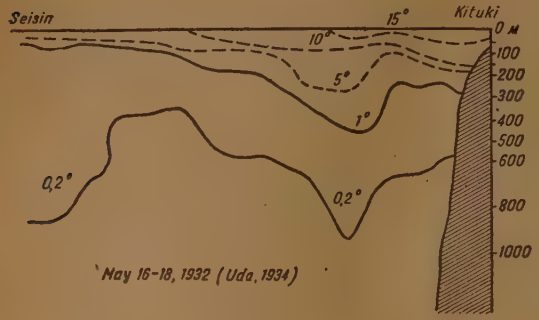


Abb. 1

Noch schärfer tritt die Eigenart des thermischen Haushalts des Japanischen Meeres bei einem Vergleich mit dem thermischen Haushalt des Stillen Ozeans zu Tage. Im Durchschnitt von Misaki bis zur Insel Bonin (Abb. 3) schwankt die Temperatur in der Tiefe von 300 m von 10 bis 12°, in der Tiefe von 500 m — von 8 bis 14°.

Die warme Strömung Kurosiwo übt auf den thermischen Haushalt des Japanischen Meeres einen bedeutenden Einfluss aus. Noch grössere Bedeutung haben klimatische Faktoren (Einfluss des sibirischen Winter-Antizyklons), die scharf ausgeprägte Saisonerscheinungen besonders im nordwestlichen Teile des Meeres bedingen. Die Amplitude der Jahresschwankungen der Temperatur an der Wasseroberfläche in der Bucht Peters des Grossen erreicht nach den Angaben von Gomojunov (1928) 23.3°. Im südlichen Teile des Japanischen Meeres, z. B. in der Bucht Vakasa, ist nach den Angaben von Uda (1932) die Amplitude der Jahresschwankungen der Temperatur an der Wasseroberfläche etwas geringer, erreicht aber immerhin 17°, und wenn man die Wasserschicht bis 200 m berücksichtigt, sogar 25°, da in der Tiefe von 200 m in der Bucht Vakasa Mitte Juli Isothermen von 2° vorkommen. Der Einfluss des sibirischen Winter-Antizyklons erklärt sich durch die Art der Verteilung der Luftisothermen und der Windrichtung. Die Amplitude der Schwankungen der Lufttemperatur im Gebiet der Meerenge von Tsusima ist etwa 21°. Im Sommer kreuzt diesen Ort die Isotherme von 25°, im Winter die Isotherme von 4°[2].

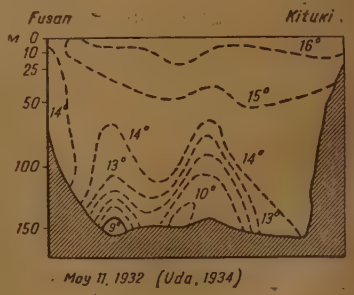


Abb. 2

[1] Uda (1934) führt eine bathymetrische Karte des Japanischen Meeres und hydrologische Durchschnitte im Japanischen Meere an.

[2] Haushofer K., Karten der Luftisothermen, 1933.

Die obenerwähnten Saisonveränderungen des hydrologischen Haushalts haben einen grossen Einfluss auf die Verteilung einzelner Elemente der ichthyologischen Fauna des Japanischen Meeres und bedingen die Gesetzmässigkeiten der horizontalen und vertikalen Migrationen der Mehrzahl der Arten, was seinerseits eine wesentliche Bedeutung für die Organisation des Gewerbes hat.

Vom Standpunkt der Entwicklungsdynamik eines Gewässers stellt das Japanische Meer ein allmählich erkaltendes und immer salziger werdendes Becken dar. Dieser Entwicklungsgang wird durch das Fehlen grösserer Ströme im Einzugsgebiet des Japanischen Meeres bedingt; die geringeren Flüsse dieses Einzugsgebiets haben in der allgemeinen Balance des in das Japanische Meer strömenden Wassers offenbar eine geringere Bedeutung als die mächtige Strömung Kurosiwo, welche stark salzhaltiges Wasser herbeischafft. Infolge der Wirkung der Konvektionsströmungen, die durch das hohe spezifische Gewicht des Wassers der Kurosiwoströmung hervorgerufen werden, und zur Winterzeit auch durch das stark salzhaltige und kalte Wasser der Strömung des Japanischen Meeres an den Küsten des Fernen Ostens, findet ein langsames und allmähliches Versalzen des Wassers im Japanischen Meere statt, wobei daneben der Prozess der weiteren Abkühlung dieser Wassermassen verläuft, in welchem die von K. A. Gomojunov (1928) angegebene Erscheinung der Erhöhung des Salzgehaltes infolge des Zufrierens des Meerwassers keine geringe Rolle spielen muss.

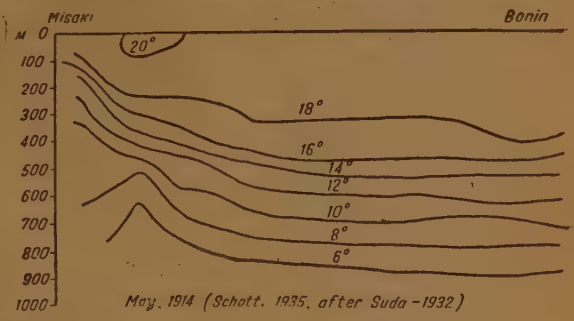


Abb. 3

Die rezente ichthyologische Fauna des Japanischen Meeres ist nach ihrer Zusammensetzung sehr mannigfaltig, indem sie fast alle Ordnungen der mariner Fische, mit Ausnahme der Tiefseefischordnungen enthält, und zeigt folgenden Bestand:

Ordnungen	31
Familien	158
Gattungen	370
Arten	600

Die ichthyologische Fauna des Japanischen Meeres übertrifft an Artenzahl die Fauna sowohl des Beringmeers (300) als auch des Ochotskischen Meeres (242) fast 2 mal, diejenige der anderen Meere der UdSSR fast 4 mal, bleibt aber hinter der Meeresfauna des eigentlichen Japan (958) und der Philippinischen Inseln (1 025) zurück, indem sie etwa 1 1/2 mal geringer ist.

In qualitativer Hinsicht seichnet sich die ichthyologische Fauna des Japanischen Meeres durch das Fehlen der Vertreter von Tiefseefamilien aus, die in grosser Artenzahl an der pazifischen Küste Japans vorhanden sind.

Die ichthyologische Fauna des Japanischen Meeres steht nach ihrer Zusammensetzung der Fauna der pazifischen Küste Japans sehr nahe.

Im Japanischen Meere fehlen immerhin 79 Familien, die an der pazifischen Küste Japans durch 122 Gattungen und 167 Arten vertreten sind. Unter diesen sind die Familien der Tiefseefische *Macrouridae* (12 Gattungen und 25 Arten) und *Myctophidae* (5 Gattungen und 7 Arten) am artenreichsten. Die übrigen Familien enthalten: eine Familie — 5 Arten, 4 Familien je 4 Arten, 12 Familien je 3 Arten, 15 Familien je 2 Arten und 48 Familien je 1 Art. Die Mehrzahl der im Japanischen Meere fehlenden Familien sind durch Tiefseearten vertreten. Mehr als 40 Familien sind aus der Bucht Sagami bekannt, wo der Endemismus der Meeresfauna am schärfsten ausgeprägt ist.

Die ichthyologische Fauna des Ochotskischen und Beringmeers enthält bedeutend weniger Ordnungen als die Fauna des Japanischen Meeres. Im Beringmeer sind 14 Ordnungen statt 31 Ordnungen des Japanischen Meeres bekannt, darunter 12 gemeinsame Ordnungen und 2 Tiefseefischordnungen: *Heteromi* und *Xenoberyces*, die im Japanischen Meere fehlen. Der Faunenaustausch zwischen dem Japanischen und dem Ochotskischen Meere findet durch die Laperousestrasse statt. Durch den Amurliman ist nur der Austausch an euryhalinen Formen möglich. Die nordische Fauna des Stillen Ozeans ist im Japanischen Meere in der Mehrzahl der Fälle durch besondere Unterarten oder wenn auch nahe stehende, so doch morphologisch gesonderte Arten vertreten, seltener durch Gattungen. Einige Ähnlichkeit, die seinerzeit von Günter (1886) bemerkt und etwas übertrieben wurde, besteht zwischen den Faunen des Japanischen Meeres und des Mittelmeeres. Gemeinsam für sie sind 29 Ordnungen, nicht weniger als 90 Familien (von 159 Familien im Japanischen Meer), etwa 63 Gattungen und etwa 12 Arten. Es sei bemerkt, dass die Hauptmasse der diesen Meeren gemeinsamen Arten und Gattungen solche mit sehr weiter Verbreitung darstellen, die oft Kosmopoliten sind (besonders Gattungen), die gleichzeitig im Indischen Ozean vorkommen, oder endlich Arten und Gattungen der Süsswasserfische, die durch ganz Sibirien verbreitet sind oder waren. Zugleich hat eine bedeutende Zahl der Arten und Gattungen einen amphiborealen und bipolaren Charakter der Verbreitung. Es ist sehr bemerkenswert, dass eine ungefähr ebensolche Ähnlichkeit mit der Fauna des Gebiets von New-York im Atlantischen Ozean besteht (Nichols, J. P. und Breder C. M., 1927), wo 81 Familien, 68 Gattungen und 11 Arten vorkommen, die mit dem Japanischen Meer gemeinsam sind. Diese Ähnlichkeit erstreckt sich in bedeutendem Masse auf die mediterranen Elemente und auf weit verbreitete Warmwasserformen.

Die ichthyologische Fauna der gegenüberliegenden amerikanischen Küste des Stillen Ozeans im Gebiet der Staaten Oregon und Washington enthält, wie aus der Arbeit von Hubbs (1928) folgt, eine bedeutende Zahl mit dem Japanischen Meer gemeinsamer nordpazifischer Formen: 56 Familien, 52 Gattungen und 27 Arten, von denen die Identität von 8 Arten in gewissem Grade zweifelhaft ist. Die Ähnlichkeit der Fauna an der amerikanischen Küste Oregons und Washingtons mit der ichthyologischen Fauna des Japanischen Meeres, die sich auf die nordpazifischen Formen stützt, bestätigt die von J. P. Smith (1904) ausgesprochene Ansicht über die Verbindung zwischen beiden Küsten am Anfang der Quartärzeit.

In zoogeographischer Beziehung ist die ichthyologische Fauna des Japanischen Meeres ausserordentlich mannigfaltig und enthält sowohl indisch-westpazifische, als auch nordpazifische Faunenelemente, sowie

eine bedeutende Zahl endemischer Formen der japanischen Fauna. Die wesentlichsten Besonderheiten der Verbreitung der Fische im Japanischen Meer sind: das Fehlen scharf ausgeprägter Grenzen zwischen den einzelnen Faunen, das eigenartige Übergreifen der Warmwasserfauna auf die Kaltwasserfauna und, im Zusammenhang damit, horizontale und vertikale Migrationen, die durch Saisoneigentümlichkeiten des hydro-meteorologischen Haushalts des Japanischen Meeres bedingt sind. Eine Folge davon ist, dass der Faunenbestand ein und desselben

Abb. 4

Teiles des Japanischen Meeres, besonders in der Bucht Peters des Grossen und an der nordwestlichen Küste von Nippon, nach den Jahreszeiten stark wechselt. Eine Reihe wärmeliebender Formen [*Sphyrna zygaena* (L.), *Sardinops melanosticta* (T. & S.), *Trichiurus japonicus* (T. & S.), *Cololabis saira* (Brevoort) und andere] dringt im Sommer bei starker Durchwärmung der Oberflächenschichten des Wassers weit nördlicher als die Bucht Peters des Grossen vor, manchmal sogar bis zur Bucht Dekastri, und im Winter haben kälteliebende Formen (*Clupea harengus pallasi* Valenc., *Osmerus eperlanus dentex* Steind., *Gadus morhua macrocephalus* Tilesius und andere) die Möglichkeit, längs der kontinentalen Küste durch die Meerenge von Tsusima in das Gelbe Meer einzudringen (vgl. Abb. 2).

Am Schlusse dieser kurzen Charakteristik der ichthyologischen Fauna des Japanischen Meeres verdient eine ausserordentlich interessante zoogeographische Tatsache besonders hervorgehoben zu werden: in diesem kleinen Teil des Weltozeans—dem Japanischen Meer und dem Meer, welches die Küsten des eigentlichen Japans umspült, sind Vertreter sämtlicher rezenten Meeresfischordnungen konzentriert.

In den nachfolgenden Tabellen gehen wir von der Zahl der rezenten Ordnungen der Fische und fischartigen Tiere aus, die im System des verstorbenen amerikanischen Ichthyologen D. S. Jordan angenommen ist.

	Gesamtzahl d. Ordnungen	Im Japanischen Meere	
		Ordnungen	Prozente
Gesamtzahl der Fischordnungen	55	36 + 3	65.4+5.5
Gesamtzahl der Ordnungen der Meeres- und anadromen Fische	39	31 + 3	79.5+7.6
Mit Ausnahme der Tiefseeordnungen	34	31 + 3	91.2+8.8

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, dass mit Ausnahme der Ordnungen typischer Süsswasserfische und Tiefseefische die übrigen Ordnungen fast durchweg im Japanischen Meere vertreten sind, ausgenommen 3 Ordnungen, deren Vorkommen in Japanischen Meer möglich ist. Bei einer Analyse der nachfolgenden Liste der Meeresfischordnungen die im Japanischen Meere fehlen, ist es leicht zu ersehen, dass die Vertreter dieser Ordnungen an den Ostküsten des eigentlichen Japans vorkommen.

Ordnungen und Familien	Gesamtzahl d. Familien	Bei den Ostküsten Japans vorkommende Familien
Tiefseefische (ausschliesslich; im Japanischen Meere fehlend)		
1. *Chlamydoselachoidei. Chlamydoselachidae*	1	1
2. *Notidani. Hexanchidae*	1	1
3. *Lyopomi. Halosauridae, Lipogenidae*	2	1
4. *Heteromi. Notacanthidae*	1	1
5. *Xenoberyces. Stephanoberycidae, Melamphaidae* . .	2	1 (mögl.)
Pelagische und litorale Fische (im Japanischen Meere möglicherweise vorkommend)		
1. *Selenichthyes. Lampridae*	1	1
2. *Hypostomydes. Pegasidae*	1	1
3. *Xenopterygii. Gobiesocidae*	1	1

Nur eine Ordnung der Tiefseefische (*Xenoberyces*) hat an den Küsten Ostjapans keinen Vertreter. Im Stillen Ozean sind Vertreter dieser Ordnung (Gattung *Plectromus*) von den Küsten Kaliforniens, von

Washington, Oregon, Südost-Alaska und aus dem Beringmeer bekannt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass analog anderen Tiefseefischen. Vertreter dieser Ordnung auch an der pazifischen Küste Japans vorkommen können. In diesem Falle werden sämtliche Ordnungen der Meeres- und anadromen Fische ausnahmslos zu den Gliedern der Fauna des hier behandelten Teiles des Weltozeans zu rechnen sein.

Die Konzentration der Vertreter aller rezenten Ordnungen der Meeresfische und Fischartigen im hier behandelten Teil des Stillen Ozeans (Japanisches Meer und das eigentliche Japan) erklärt sich hauptsächlich durch die Eigenart der hydrologischen und meteorologischen Faktoren, die in dem angegebenen Gebiet scharf ausgeprägte Saisonerscheinungen und Konvergenz der Isothermen an der Wasseroberfläche bedingen. Diese Eigenart der Faktoren ruft ihrerseits eine sehr grosse Mannigfaltigkeit der zoogeographischen Gebiete und dadurch auch der Faunen selbst hervor, sowie das Fehlen mehr oder weniger scharf ausgeprägter Grenzen zwischen den einzelnen Faunen. Dieselbe Tatsache der Konzentration ist eines der interessantesten Argumente zugunsten der Rolle des Stillen Ozeans als Grundzentrum der Entwicklung der marinen Knochenfischfauna.

Zweifellos ist diese Konzentration eine Folge des geschichtlichen Werdeganges der Fauna des uns interessierenden Teiles des Stillen Ozeans.

Nachdem wir nun eine kurze Charakteristik der rezenten Meeresfischfauna gegeben haben, müssen wir bei einer Reihe von Eigentümlichkeiten verweilen, die die Zusammensetzung und Verteilung der Süsswasserfauna in den Einzugsgebieten des Japanischen und der benachbarten Meere betreffen.

Bei der Analyse der Verbreitung dieser Fauna lenkt besonders das Fehlen einer Reihe von Arten, Gattungen und sogar Familien im Einzugsgebiet der Flüsse des Japanischen Meeres, die einererseits aus dem Amur, andererseits im Einzugsgebiet des Gelben Meeres (in den Flüssen von Südwestkorea) bekannt sind, die Aufmerksamkeit auf sich. Wir führen hier eine Liste dieser Arten an, wobei die von Mori (1936) benutzten Namen nach dem Gleicheitszeichen stehen.

Cyprinidae

1. *Squaliobarbus curriculus* (Richardson).
2. *Gobio strigatus* (Regan)=*Leucogobio strigatus* Regan.
3. *Chilogobio soldatovi* Berg=*Sarcocheilichthys soldatovi* (Berg).
4. *Sarcochilichthys sinensis lacustris* (Dybowski) = *Sarcocheilichthys lacustris* (Dybow.).
5. *Pseudogobio rivularis* (Basilewsky)=*Abbotina rivularis* (Basilewsky).
6. *Ladislavia taczanowskii* Dybowski.
7. *Saurogobio dabryi* Bleeker.
8. *Hemibarbus labeo* (Pallas).
9. *Erythroculter erythropterus* (Basilewsky)=*Culter erythropterus* Basilewsky.
10. *Hemiculter leucisculus* (Basilewsky).
11. *Acanthorhodeus asmussi* (Dybowski).

Bagridae

12. *Pseudobagrus fulvidraco* (Richardson)=*Pelteobagrus fulvidraco* (Richardson).

13. *Leiocassis ussuriensis* (Dybowski) = *Liocassis ussuriensis* (Dybowski).

14. *Liocassis brashnikowi* Berg = *Leiocassis brashnikowi* Berg.

Serranidae

15. *Siniperca chua-tsi* (Basilewsky).

Gadidae

16. *Lota lota* (Linné).

Wie aus dieser Liste ersichtlich ist, fehlen im Einzugsgebiet der Flüsse des Japanischen Meeres 16 Arten, die im Stromgebiet des Amur und in den Flüssen des südlichen und westlichen Koreas vorkommen. Diese Liste kann bedeutend erweitert werden, wenn man die Arten berücksichtigt, die dem Amur und den Flüssen Huang-ho und Jang-tsze-kiang gemeinsam sind, aber im Einzugsgebiet der Flüsse des Japanischen Meeres fehlen. Diese Tatsachen zeugen von einer bedeutenden Verwandtschaft der Fauna des Amurflusses mit den Faunen der Flüsse des südwestlichen Koreas und des Flusses Huang-ho.

Zugleich kommen in manchen Flüssen des Einzugsgebiets des Japanischen Meeres Arten vor, deren Herkunft zweifellos vom Amur herzuleiten ist, und die oft den Einzugsgebieten des Amur und der Flüsse des Gelben Meeres gemeinsam sind. Dabei sind diese Arten im Einzugsgebiet der Flüsse des Japanischen Meeres ganz ungleichmässig verteilt, indem sie sich hauptsächlich in dem Einzugsgebiet der Bucht Peters des Grossen und der Bucht Broughton konzentrieren. Die Flüsse, welche von den Hängen des Sichote-Alin und vom südöstlichen Küstenstrich Koreas (südlich der Bucht Broughton) strömen, beherbergen eine sehr arme Fauna, die, im Grunde genommen, typischer Süsswasserarten der Amurfauna entbehrt, und durch euryhaline Arten charakterisiert ist, die befähigt sind, einen merklichen, ja manchmal auch bedeutenden Salzgehalt in den Mündungsteilen dieser Flüsse zu ertragen. Die stenohalynen Abkömmlinge der Amurfauna sind in diesen Flüssen an das Quellgebiet gebunden. Weiter unten folgt eine Tabelle, welche eine Liste der reinen Süsswasserfische enthält, die gegenwärtig aus dem Einzugsgebiet der Flüsse des Japanischen Meeres innerhalb der Grenzen des Küstenbezirks im Sinne L. S. Bergs (1934) bekannt sind. In diese Liste haben wir eine bedeutende Zahl Brackwasserfische und anadromer Fische Koreas nicht aufgenommen, ebenso wie auch reine Süsswasserfische, die im Stromgebiet des Amur fehlen.

Bei einer Analyse dieser Tabelle kann eine bedeutende Differenz in der Faunenzusammensetzung der einzelnen Distrikte leicht wahrgenommen werden. Die grösste Artenzahl gehört den Stromgebieten der Flüsse Suifun (22) und Tumen-ula (22) an, sowie den Flüssen der Bucht Broughton (N. Nandai, S. Nandai, Josen, Ryuko, Anpen) (19). Die Mehrzahl der Arten ist den Stromgebieten dieser Flüsse gemeinsam. Dabei sind im Einzugsgebiet der von der Bergkette Sichote-Alin strömenden Flüsse nur 11 Arten und 3 mögliche bekannt, und aus dem Einzugsgebiet der Flüsse Ostkoreas südlich der Bucht Broughtons nur 8 Arten.

Stromgebiete

	Flüsse des Sichote-Alin	Fluss Suifun	Fluss Tumen-ula	Flüsse der Bucht Broughtons	Flüsse des SO Korea	Fluss Rakuto	Flüsse West-koreas	Flüsse der Ins. Hondo, Schikoku, Kiuschiu	Flüsse der Insel Jeso	Flüsse der Insel Sachalin	Vertretende Arten, durch O bezeichnet
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Petromyzonidae											
1. *Lampetra reissneri* (Martens)	×	×	×	×	×	×	O	×	×	×	*L. morii* Berg
Salmonidae											
2. *Oncorhynchus masu macrostoma* (Günther)	—	—	×	×	×	×	—	×	×	—	
3. *Salvelinus malma kraschenninikovi Taranetz m. curilus* (Pallas)	×	×	×	×	—	—	×	—	×	×	
4. *Brachymystax lenok* (Pallas)	×	×	×	O	—	—	×	—	—	—	*B. tumensis* Mori
5. *Thymallus arcticus grubei* Dybowski	×	—	—	—	—	—	O	—	—	—	*T. jaluensis* Mori
Cyprinidae											
6. *Leuciscus waleckii tumensis* Mori	—	×	×	×	—	—	O	O	—	O	*L. waleckii* (Dyb.) typ Fluss Tym auf Sachalin
7. *Phoxinus percnurus mantschuricus* Berg.	?	×	×	×	—	—	—	—	—	O	*P. percnurus sachalinensis* Berg Fluss Arakul auf Sachalin
8. *Phoxinus czekanowskii suifunensis* Berg	?	×	×	—	—	—	—	—	—	—	
9. *Phoxinus lagowskii oxycephalus* (Sauv. et Dabry)	×	×	×	×	×	×	×	—	—	—	*Phoxinus lagowskii* Dybowski
10. *Phoxinus phoxinus* (L.)	?	×	×	×	—	—	×	—	—	—	
11. *Gobio gobio* (L.)	—	×	×	×	—	—	×	—	—	—	
11a. *Gobio gobio macrocephalus* Mori	—	—	×	×	—	—	—	—	—	—	
12. *Pseudorasbora parva* (Schlegel)	—	×	×	×	—	×	×	×	—	—	
13. *Rhodeus sericeus* (Pallas)	—	×	×	×	—	—	—	—	—	×	Fluss Tym auf Sachalin

	Flüsse des Sichote-Alin	Fluss Suifun	Fluss Tumen-ula	Flüsse der Bucht Broughtons	Flüsse des SO Korea	Fluss Rakuto	Flüsse West-koreas	Flüsse der Ins. Hondo, Schikoku, Kiuschiu	Flüsse der Insel Jes	Flüsse der Insel Sachalin	Vertretende Arten, durch O bezeichnet
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
14. *Carassius auratus gibelio* (Bloch)	×	×	×	×	O	O	O	×	×	×	*Carassius auratus* (L.)
15. *Cyprinus carpio* L.	—	×	?	—	×	×	×	×	×	—	
Cobitidae											
16. *Nemachilus barbatulus toni* (Dybowski)	×	×	×	×	×	×	×	—	×	—	
17. *Lefua costata* (Kessler)	—	×	×	×	×	×	×	O1	O2	—	*1. L. echigonia* *2. L. nikkonis*
18. *Misgurnus fossilis anguillicaudatus* (Cantor)	—	×	×	?	—	×	×	×	×	—	
19. *Cobitis taenia* L.	—	×	×	×	×	×	×	×	—	×	Fiuss Tym auf Sachalin
Siluridae											
20. *Parasilurus asotus* (L.)	—	×	—	O	O	×	×	×	—	—	*P. microdorsalis* Mori
Esocidae											
21. *Esox reicherti* Dybowsky	—	×	—	—	—	—	—	—	—	×	Flüsse d. Bucht Tjerpjenje
Eleotridae											
22. *Perccottus glehni* Dybowski	—	×	×	×	—	—	—	O	—	—	*Eleotris oxycephala*
Gottidae											
23. *Cottus amblystomopsis* Schmidt	×	—	—	—	—	—	—	—	—	×	
24. *Cottus hangiongensis* Mori	—	—	×	×	×	—	—	—	—	—	
25. *Cottus czerskii* Berg.	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	
26. *Cottus volki* Taranetz	×	×	?	—	—	—	—	—	—	—	
27. *Cottus poecilopus* Heckel	×	—	×	×	—	—	×	—	—	—	
	11+ +3?	22	23+ +1?	19+ +1?	8	10	13	8	7	7	

In der angeführten Liste lenken die Arten mit sehr beschränkter Verbreitung vor allem die Aufmerksamkeit auf sich. Sie werden von uns als Relikte der Amurfauna angesehen. Es sind folgende Arten:

1. *Leuciscus waleckii tumensis* Mori.—Einzugsgebiet der Buchten Peters des Grossen und Broughtons. Die typische Form ist aus dem Amur, aus dem Quellgebiet der Flüsse Westkoreas, an den Flüssen Japans und dem Flusse Tym auf der Insel Sachalin bekannt.

2. *Gobio gobio* (L.).—Dieselben Einzugsgebiete, sowie Amur und Westkorea.

3. *Gobio gobio macrocephalus* Mori.—Tumen-ula und Nord-Nandai.

4. *Pseudorasbora parva* (Temm. und Schl.).—Einzugsgebiete der Buchten Peters des Grossen und Broughtons, Fluss Amur und Westkorea.

5. *Rhodeus sericeus* (Pall.).—Wie der vorige und Amur. In Westkorea andere nahestehende Arten dieser Gattung. Fluss Tym auf Sachalin.

6. *Misgurnus fossilis anguillicaudatus* (Cantor).—Einzugsgebiet der Buchten Peters des Grossen und Broughtons, Amur, Süd- und Westkorea.

7. *Parasilurus asotus* (L.)—Fluss Suifun, Amur, Japan. In der Bucht Broughtons ist in dem Flusse Anpen und südlicher sowie aus Süd- und Westkorea die endemische Art *P. microdorsalis* Mori bekannt, die nur in den Quellgebieten dieser Flüsse vorkommt.

8. *Esox reicherti* Dybowski.—Flüsse Suifun und Amur, Flüsse im Einzugsgebiet der Bucht Tjerpjenje (Sasaki 1924—Taraika).

9. *Perccottus glehni* Dybowski.—Flüsse der Bucht Peters des Grossen und Broughtons, Amur.

Wenden wir uns nun der Analyse der ichthyologischen Süsswasserfauna Japans und dem Vergleich dieser Fauna mit der Fauna der kontinentalen Küste zu. Tanaka (1921) führt eine Liste von 8 Arten an, die eine sehr beschränkte und dabei diskontinuierliche Verbreitung in Japan haben: *Pseudobagrus aurantiacus* (Temm. u. Schl.), *Hymenophysa curta* (Temm. u. Schl.), *Ischikauia steenackeri* (Sav.), *Sarcocheilichthys variegatus* (Temm. u. Schl.), *Abbotina psegma* Jord. u. Fowl., *Biwia zezera* (Ischikawa), *Opsariichthys uncirostris* (Temm. u. Schl.), *Trachidermus fasciatus* Heckel.

Eine Analyse dieser Liste zeigt, dass alle Arten geringe, geschlossene und diskontinuierliche Areale in Japan haben, und gleichzeitig auch in Korea und China vorkommen. Diese Liste könnte bedeutend erweitert werden, wenn wir eine Reihe Fischarten berücksichtigen würden, die einerseits im See Biwa, im Stromgebiet der Flüsse des südöstlichen Nippon und des Südhanges von Kiuschiu, andererseits im Flusse Schinanogawa, der in der zentralen Erhebung Nippons unweit des Quellgebiets der Flüsse des Einzugsgebiets des Sees Biwa entspringt und in das Japanische Meer bei Niigata mündet, vorkommen. Aus diesem Hauptfluss der Westküste Nippons ist eine ganze Reihe von Fischen bekannt, die mit den für das Stromgebiet der Flüsse der kontinentalen Küste angegebenen identisch sind: *Parasilurus asotus* (L.), *Liobagrus reini* Hilg., *Zacco platypus* (Temm. u. Schl.), *Pseudogobio esocinus* (Temm. u. Schl.), *Pseudorasbora parva* (Temm. u. Schl.).

In den anderen Flüssen der japanischen Küste Nippons fehlen die mit der ichthyologischen Fauna von Südwestkorea und China gemeinsamen Fische oder kommen nur von der Bucht Vakasa an südwärts vor. Nach Norden zu fehlen diese Formen, ebenso wie nördlich der Bucht Ovari an der pazifischen Küste, ausgenommen einige möglicherweise zufällige Arten im Fluss Tone (Tonegawa), bei Tokio.

Die Analyse der rezenten Fauna der Meeresfische des Japanischen Meeres und der Süsswasserfische der Flüsse des Küstengebiets Sachalins, Koreas und Japans vom Standpunkt ihrer erdgeschichtlichen Entwicklung führt uns bei einem Versuch der Erklärung der eigenartigen Verteilung dieser Fauna in gegenwärtiger Zeit zu Vorstellungen, die in vieler Hinsicht mit den Vorstellungen von A. N. Krishtofovitsh über die Geschichte der Quartärflora des Fernen Ostens übereinstimmen. Dieser Umstand hat uns bewogen, in vorliegender Arbeit die von Krishtofovitsh in seiner Arbeit «Geologische Übersicht der Länder des Fernen Ostens» (1932) angenommene Reihenfolge der Phasen als Arbeitshypotese anzunehmen. In dieser Arbeit nimmt der Verfasser folgende 6 Entwicklungsphasen der Pflanzenwelt des Fernen Ostens in der Quartärperiode an: 1. Präglazial- oder Aldanphase. 2. Erste Vereisung oder Tschukotische Phase (Erhebung). 3. Interglazial, Korallen- oder Nome-Phase (Senkung). 4. Zweite Vereisung, Verchojanische oder Taimyrische Phase (Erhebung). 5. Postglazial- oder Kamtschatka-Phase (Senkung). 6. Rezente oder Mandshurische Phase (Erhebung).

Die Entwicklungsgeschichte der ichthyologischen Fauna des Japanischen Meeres und der Flüsse seines Einzugsgebiets sowie der angrenzenden Nachbarmeere stellen wir uns schematisch folgendermassen vor.

I. Das Gepräge des Japanischen Meeres während der Präglazial- oder Aldanischen Phase ist unklar, es ist aber möglich, dass es ein geschlossenes flaches Brackwasserbecken war, ein Überrest der Meerestransgressionen der Oberen Tertiärperiode. Nach den Angaben von Iki (1928) sind unter den Ästuarien- und Lagunensedimenten an der nordwestlichen Küste Nippons, die von Iki zum Pliocän oder Pleistocän gerechnet werden, keine marinen Fossilien entdeckt worden. Über die Fauna dieses Gewässers kann wegen Mangel genauerer Angaben über diese Phase, insbesondere über ihre Beziehungen zur nachfolgenden Phase der ersten oder Tschukotischen Vereisung, die nach Krishtofovitsh durch maximale Erhebung des Festlandes charakterisiert ist, nicht geurteilt werden. Über den Brackwassercharakter des Gewässers urteilen wir auf Grund der Angaben von Iki; die nachfolgende Erhebung des Festlandes in der Tschukotischen Phase (Phase der ersten Vereisung) gibt uns Grund, eine nachfolgende Aussüssung des Gewässers anzunehmen, im Falle es vorher salzig war, was auch durchaus nicht ganz unwahrscheinlich ist. Es wird wohl kein Fehler sein, die Angaben L. S. Berg's (1909), dass in der Oberen Tertiärzeit die ichthyologische Süsswasserfauna gleichartig war und über die ganze nördliche Halbkugel verbreitet war, auf diese Phase zu beziehen.

II. Die Phase der ersten Vereisung oder Tschukotische Phase ist nach Krishtofovitsh mit der Phase der maximalen Erhebung des Festlandes identisch. Nach den Angaben von Yabe (1929) erreichte diese Erhebung mehr als 700 m; diese Annahme stützt sich auf die Erforschung der Ausdehnung überschwemmter Flusstäler. Der Zusammenhang der gesamten Inselkette Ostasiens mit dem Kontinent während dieser Phase ist ganz sicher, was deutlich aus der in der Arbeit von Yabe beigefügten Karte ersichtlich ist.

Es ist durchaus wahrscheinlich, dass während dieser Phase ebenso wie während der vorhergehenden Aldanischen Phase der Fluss Amur unmittelbar in dieses an Grösse unbedeutende, geschlossene, flache Gewässer, das sich an der Stelle des gegenwärtigen Japanischen Meeres befand, oder durch den See Kidzi, oder durch das Sachalinische Fahrwasser

mündete. Der Einfluss der mächtigen Süsswassermengen des Amur, in dessen oberem Stromgebiet sich grosse Eismassen ansammelten, musste eine weitere Aussüssung dieses Beckens nach sich ziehen. Der Süsswassercharakter des Gewässers während dieser Phase wird durch das Vorhandensein von Süsswasserrelikten in der rezenten ichthyologischen Fauna des Japanischen Meeres bestätigt: *Leuciscus brandti* (Dybowski), *Hucho perryi* (Brevoort) und *Acipenser medirostris* (Ayres). Die zwei letzten Arten haben als anadrome Fische nahe verwandte Formen im Stromgebiet des Amur: *Hucho taimen* (Pallas) — eine typische Süsswasserart und *Acipenser schrencki* Brandt — ebenfalls eine Süsswasserart. Während dieser Phase mündeten die Flüsse des Küstengebiets, Westsachalins, Ostkoreas und der Westküste von Hokkaido und Nippon unmittelbar in das Stromgebiet des Amur oder haben die Möglichkeit, ihre Fauna auf Rechnung der Amurelemente durch das Süsswasserbecken zu bereichern, welches zu jener Zeit das Japanische Meer darstellte. Die Stromgebiete der Flüsse dieses Gewässers waren zu jener Zeit mächtiger. So bildeten, z. B., die Flüsse Suifun und Tumen-ula offenbar ein gemeinsames Stromgebiet, das wahrscheinlich — wie gegenwärtig nach dem Fischlisten Koreas (Mori, 1936) geurteilt werden kann — mit den Flüssen der Bucht Broughtons zusammenhing. Die Flüsse der Ostküste von Hokkaido und Nippon enthalten ebenfalls hauptsächlich Elemente der Amurfauna.

Zum Stromgebiet des Flusses Huang-ho gehörten während jener Phase die Flüsse Liau-ho, Jalu und andere Flüsse Südwestkoreas, sowie Flüsse des Südhanges von Kiuschiu und der Südosthanges von Nippon nordwärts bis zum Flusse Tonegawa. Die Mündung des Flusses Huang-ho, der seinerseits möglicherweise mit dem Flusse Jang-tsze-kiang zusammenfloss, erstreckte sich während jener Phase merklich östlicher der gegenwärtigen Isobate von 700 m.

Es liegt Grund vor, während derselben Phase im südlichen Teil des gegenwärtigen Ochotskischen Meeres das Vorhandensein eines geschlossenen Süsswasserbeckens anzunehmen, das in seinen Hauptzügen dem Becken ähnlich war, das sich an der Stelle des jetzigen Japanischen Meeres befand. Der Fluss Penshina hatte während jener Phase offenbar eine bedeutend grössere Ausdehnung und sein Stromgebiet umfasste eine Reihe von Flüssen der ochotskischen und kamtschatischen Küste. Die mächtigen Wasserströme dieses Beckens mussten eine riesige Rolle in der Aussüssung des Beckens spielen, das sich im südlichen Teile des gegenwärtigen Ochotskischen Meeres befand, das vom Stillen Ozean durch eine ziemlich breite Festlandbrücke an der Stelle der gegenwärtigen Inselkette der Kurilen getrennt war, wobei die gegenwärtigen tiefen Meerengen der Kurilen zu jener Zeit nicht existierten.

Es ist möglich, dass ein Gewässer von ähnlichem Typus während dieser Phase auch an der Stelle eines gewissen Teiles des Beringmeeres existierte, jedenfalls aber existierte während dieser Phase ein Zusammenhang zwischen den Stromgebieten der Flüsse Anadyr und Yukon, was aus einer Analyse des gegenwärtigen Artbestandes der Fischfauna dieser beiden Flüsse deutlich ersichtlich ist.

III. Die Interglazial- oder Nome-Phase ist mit einer starken Senkung des Festlandes synchron, die stellweise 500 m unter dem jetzigen Meeresspiegel, und im Vergleich mit der vorhergehenden Phase der ersten Vereisung $700 + 500 = 1\,200$ m erreichte. Mit dem Eintritt dieser Phase findet eine schroffe Veränderung des Faunenbestandes im Japani-

schen Meer und in den Stromgebieten seiner Flüsse statt. Es kommt zu einer Versalzung der Süsswassergewässer, die an der Stelle des jetzigen Japanischen, Ochotskischen und vielleicht auch Beringmeers existierten. Infolge des bedeutenden Steigens des Wasserspiegels im Ozean und infolge der Senkung des Festlandes werden die komplizierten Stromgebiete der Flüsse Huang-ho, Amur, Suifun, Penshina und Yukon getrennt: die Talpartien der kürzeren Flüsse sinken allmählich unter das gegen das Ufer vordringende Meereswasser; die typische Süsswasserfauna stirbt ab, sowohl in früher süssen Gewässer selbst, als auch im Stromgebiet seiner Flüsse, und bleibt nur in den Flüssen bestehen, die eine bedeutende Ausdehnung haben, wie z. B. Huang-ho, Liaohe, Amur, Suifun, Tumen-ula, Schinana. In diese Phase fällt offenbar die intensivste Periode der Formierung einer bedeutenden Zahl anadromer Fische des nördlichen Teils des Stillen Ozeans, darunter möglicherweise auch der Lachsartigen, sowie der Bildung einer bedeutenden Zahl von Brackwasserformen, die so charakteristisch sind für die jetzigen kurzen Flüsse des Japanischen, Ochotskischen und Beringmeers. In dieser Phase dringt nach der Transgression auch die Fauna der Meeresfische des pazifischen Küste Japans in das Japanische Meer ein.

IV. Während der Phase der zweiten Vereisung oder Taimyr-Phase wird das Japanische Meer infolge einer neuen Senkung des Wasserspiegels im Ozean und einer Erhebung des Festlandes wieder zu einem geschlossenen Becken, nunmehr aber von marinem Typus. In dieser Phase bleibt das Japanische Meer noch ein flaches Becken, wovon das Fehlen von Tiefseefischen in seiner rezenten Fauna Zeugniss ablegt. Die möglicherweise zum Teil in der Nome-Phase eingedrungene Tiefseefischfauna kommt offenbar um oder bleibt nur in Gestalt einzelner zufälliger Relikte bestehen: *Pterothrissus gissu* Hilg. (*Pterothrissidae*), *Argentina kagoshima* Jordan & Snyder (*Argentinidae*), *Maurolicus muelleri* (Gmelin) (*Maurolicidae*), *Allolepis hollandi* Jordan & Hubbs (*Zoarcidae*).

Aus dem Wasser erheben sich bedeutende Festlandstrecken, wodurch die Stromgebiete der Flüsse ungefähr in ihrer früheren Gestalt wieder hergestellt werden. Die während der Nome-Phase umgekommene ichthyologische Süsswasserfauna der Flüsse des südöstlichen Nippon, Kiuschiu und des südwestlichen Koreas bildet sich von neuem infolge der Wiederherstellung des Zusammenhanges zwischen dem Fluss Huang-ho und diesen Flüssen. Der Zusammenhang des Flusses Suifun mit den Flüssen der Bucht Peters des Grossen wird wiederhergestellt, wovon gegenwärtig das Vorhandensein von Elementen der Amurfauna in diesen Flüssen zeugt. Es ist durchaus möglich, dass der Fluss Suifun mit dem Stromgebiet des Flusses Tumen-ula in Berührung tritt, wovon die ausserordentliche Ähnlichkeit der gegenwärtigen Faunen dieser Flüsse zeugt. Noch wahrscheinlicher ist ein Zusammenhang des Flusses Tumen-ula mit den Flüssen der Bucht Broughtons. Möglicherweise fand eine ähnliche Erscheinung auch im Stromgebiete des Flusses Schinana statt. Dagegen wird in den Flüssen der kontinentalen Küste nordwärts von der Bucht Peters des Grossen und südwärts von Genzan, sowie der Westhänge von Sachalin, Hokkaido und Nippon (mit Ausnahme des Flusses Schinana), die Süsswasserfauna, die während der Nome-Phase eingegangen war, nicht wiederhergestellt, da in diesen Gebieten Flüsse fehlen, die eine so bedeutende Ausdehnung hätten, wie die früher angegebenen Flüsse.

Der Fluss Amur mündet während der Phase der zweiten Vereisung nicht mehr in das Japanische Meer, sondern umbiegt die Nordspitze der Insel Sachalin und mündet irgendwo in der Gegend der Kurilenkette in den Stillen Ozean. Die Flüsse von Sachalin (Tym und Poronai), der Schantarinseln und des südlichen Teiles der kontinentalen Küste des Ochotskischen Meeres bis zum Flüsse Ud einschliesslich gehören während dieser Phase zum Stromgebiet des Flusses Amur (Abb. 4, S. 1229). Davon kann auf Grund der in diesen Flüssen im Bestande ihrer rezenten Fauna übrig gebliebenen Relikte der Amurfauna (hier unten angeführt) geurteilt werden.

Insel Sachalin (ausgenommen die Westküste):

1. *Coregonus ussuriensis* Berg.
2. *Leuciscus waleckii* (Dybowski).
3. *Phoxinus percnurus sachalinensis* Berg.
4. *Rhodeus sericeus* (Pallas).
5. *Mesocottus haitej* (Dybowski).
6. *Esox reicherti* Dybowski.
7. *Lota lota* (Linné).

Im Flusse Ud:

1. *Hucho taimen* (Pallas).
2. *Brachymystax lenok* (Pallas).
3. *Coregonus ussuriensis* Berg.
4. *Misgurnus fossilis anguillicaudatus* (Cantor).

Im Flusse Tugur:

1. *Perccottus glehni* Dybowski.

In den Flüssen der Schantarinseln:

1. *Brachymystax lenok* (Pallas).
2. *Nemachilus barbatulus* toni (Dybowski).
3. *Lota lota* (Linné).

Es liegt mancher Grund vor, eine Wiederherstellung des Zusammenhanges zwischen Anadyr und Yukon anzunehmen: *Catostomus catostomus rostratus* (Tilesius), *Dallia pectoralis* Bean, *Lota lota maculosa* (Le Sueur).

Was die marine Fauna des Japanischen Meeres anbetrifft, so können folgende Veränderungen ihres Charakters und Bestandes angenommen werden. Die Isolierung des Japanischen Meeres von dem Stillen Ozean, die während dieser Phase bestand, beförderte einen stürmischen und raschen Artbildungsprozess und wir nehmen an, dass während dieser Phase im Japanischen Meere sich ein bedeutender Teil der endemischen Fauna dieses Meeres bildete, die teilweise während der auf die Phase der zweiten Vereisung folgenden Postglazialen Phase in die Gewässer der pazifischen Küste Japans reemigrierte.

V. Während der Kamtschatischen oder Postglazialen Phase, die von einer neuen, aber bedeutend geringeren (ihrer Ausdehnung nach) Senkung begleitet war, findet nach Krishtofovitsh die Bildung tiefer Einsenkungen der Ufer Ostasiens und die definitive Abtrennung Nordamerikas, Sachalins und Japans statt, was mit unseren Befunden (das Fehlen von Tiefseefischen in der Fauna des Japanischen Meeres) durchaus übereinstimmt. Die relativ unbedeutenden Tiefen der Meerengen während dieser Phase verhinderten das Eindringen der abyssalen ichthyologischen Fauna in das Japanische Meer. Die Verbindung der Stromgebiete der Flüsse Amur, Huang-ho, Suifun u. s. w. wird wieder unterbrochen, aber die relativ geringere Ausdehnung der Meerestransgression vernichtet nicht die typische Süsswasserfauna in den Flüssen der getrennten Stromgebiete und ermöglicht auf Grund der übrig gebliebenen Relikte

den mutmasslichen Gang der Entwicklungsgeschichte der ichthyologischen Fauna des Japanischen Meeres in seinen Hauptzügen als Arbeitshypothese hinzustellen. Während dieser Phase dringt in das Japanische Meer der Hauptteil der Elemente der nordpazifischen Fauna ein, was durch ein merkliches Sinken des thermischen Haushalts im Japanischen Meer, besonders in seinem nördlichen Teile, begünstigt wird.

VI. Die auf die Kamtschatische oder Postglaziale Phase folgende verhältnissmässig geringere Erhebung des Festlandes führt zur gegenwärtigen oder Mandschurischen Phase, in welcher wir die jetzigen Umrisse des Kontinents und die jetzige Verteilung der Fauna sehen.

In unserem vorläufigen Abriss der Entwicklungsgeschichte der ichthyologischen Fauna des Japanischen Meeres und der daraus folgenden Veränderungen in der Paläographie der Ostküste des asiatischen Kontinents besteht einer von den Ausgangspunkten der von uns vertretenen Arbeitshypothese in der Feststellung der relativ späten (Ende der Glazialperiode) Enstehung der Tiefen des Stillen Ozeans an der Ostküste Asiens und der bedeutend weiteren Ausdehnung des asiatischen Kontinents nach Osten, als auf Grund der gegenwärtigen bathymetrischen Karte angenommen werden könnte. Die Resultate der letzten Untersuchungen im Gebiete der Seismologie (Wadati, Jones), Zoogeographie (Ekman, Umbgrove und andere), besonders im Zusammenhang mit der Erforschung der Hawaii-Inseln (Germain), Geographie (Schott) und Geologie (Krishtofovitsh und andere) stellen ebenfalls die Ansicht über die Konstanz der Tiefen des Stillen Ozeans unter gewisse Zweifel. Im Zusammenhang damit drängt sich die Notwendigkeit einer Revision und Kritik der bestehenden Ansichten auf, was vor allem die Organisation einer ozeanographischen Komplexerforschung des Stillen Ozeans auf Grund biogeographischer Aufgaben erfordern wird.

LITERATUR

[1] Berg L. S., Ichthyologia Amurensis, Mém. Acad. Sci. Pétersbourg, 24, № 9, 1909 (Russ.).

[2] Berg L. S., Les poissons des eaux douces de l'URSS. ed. 3, part I—1932; part II—1933, Leningrad (Russ.).

[3] Berg L. S., Zoogeographical Division for Fresh-water Fishes of the Pacific Slope of Northern Asia. Bull. Pac. Comm. Acad. Sci. USSR, № 3, 1934 (Russ.).

[4] Ekman S., Tiergeographie des Meeres. Leipzig, 1935.

[5] Germain M. L., L'origine et l'évolution de la faune de Hawaii. Proc. III Pan-Pac. Sci. Congr. (1926), 1928.

[6] Gomoyunoff K. A., Hydrological Situation of Patrokl Bay in Connection with Metereological Conditions. — Bull. Pac. Ocean Sci. Fishery Res. Sta. 1, № 2, 1928, Vladivostok (Russ.).

[7] Günther A., Handbuch der Ichthyologie, Wien, 1886.

[8] Haushofer K., Japan und die Japaner, Leipzig, 1933.

[9] Hubbs C. L., A Check List of the Marine Fishes of Oregon and Washington. J. Pan. Pac. Res. Inst., III, № 3, 1928.

[10] Iki T., Crustal Movements during the Deposition of the Tertiary Formation in Northwest Japan. Proc. III Pan-Pac. Sci. Congr. (1926), I, 1928.

[11] Jones L., Work of the U. S. Coast and Geodetic Survey Which has a Bearing on the Development of the Pacific Region. Proc. IV Pan-Pac. Sci. Congr. (1929), 1930.

[12] Jordan D. S., A Classification of Fishes. Stanford University Publ., Biol. Sci., III, № 2, California, 1923.

[13] Kryshtofovich A., Geology of the Far East of Asia, 1932, Leningrad (Russ.).

[14] Lindberg G. U., List of Fishes Collected in Rivers Botschy and Kopy, Falling into Japan Sea. Mem. Univ. d'Etat à l'Extrême-Orient. Sér. VIII, № 2, 1927, Vladivostok (Russ.).

[15] Lindberg G. U., Southern Elements in the Fish Fauna of Peter the Great Bay. Compt. Rend. Acad. Sci. USSR, № 25, 1928, A.

[16] Lindberg G. U. and Dulkeit G. D., Material about the Fishes of the Shantar Sea. Bull. Pac. Sci. Fish. Res. Station 3. № 1, 1929, Vladivostok (Russ.).
[17] Mori T., A Catalogue of the Fishes of Korea. J. P. Pac. Res. Inst. Honolulu. № 3, 1928.
[18] Mori T., Studies on the Geographical Distribution of Freshwater Fishes in Chosen. Bull. Biogeograph. Soc. Japan, vol. VI, № 7, 1936.
[19] Mori T. and Uchida R., A Revised Catalogue of the Fishes of Korea. J. Chosen Natur. Hist. Soc. № 19, 1934.
[20] Nichols J. T. and Breder C. M., The Marine Fishes of New York and Southern New England. Zoologica, IX, № 1, New York, 1927.
[21] Schmidt P., Pisces Marium Orientalium, 1904, Petersburg (Russ.).
[22] Schmidt P. and Lindberg G., A List of Fishes Collected in Tsuruga, Bull. Acad. Sci. USSR, 1930.
[23] Schott G., Geographie des Indischen und Stillen Ozeans, Hamburg, 1935.
[24] Smith J. P., Periodic Migrations between the Asiatic and American Coast of the Pacific Ocean. Amer. J. Sci. 7, 1904.
[25] Soldatov V. K. and Lindberg G. U., A Review of the Fishes of the Seas of the Far East, Bull. Pac. Sci. Fish. Institute, 5, 1930, Vladivostok (Russ.).
[26] Tanaka S., On the Distribution of Fishes in Japanese Waters. J. Facul. Sci. Imp. Univ. of Tokyo. III, p. 1, 1931.
[27] Uda M., Hydrographical Investigation in the Séas Adjecent to Wakasa Bay. Records of Oceanographic Works in Japan, IV, № 1, 1932.
[28] Uda M., Hydrographical Studies Based on Simultaneous Oceanographical Surveys Made in the Japan Sea and Adjacent Waters during May and June 1932. Records of Oceanographic Works in Japan. VI, № 1, 1934.
[29] Umbgrove J. H., Tertiary Sea Connections between Europe and Indo-Pacific Area. Proc. IV Pan-Pac. Sci. Congr. 2, 1930.
[30] Umbgrove J. H., The Amount of the Maximal Lowering of Sea Level in the Pleistocene. Proc. IV Pan-Pac. Sci. Cong. 2, 1930.
[31] Yabe H., The Latest Land Connection of the Japanese Isles to the Asiatic Continents. Proc. Imp. Acad. Japan, V, № 4, 1929.

Г. У. ЛИНДБЕРГ. ФАУНА РЫБ ЯПОНСКОГО МОРЯ И ИСТОРИЯ ЕЕ ПРОИСХОЖДЕНИЯ

РЕЗЮМЕ

Изучением фауны рыб материкового побережья Японского моря автор занимается с 1923 г. В 1930 г. им, совместно с проф. Солдатовым, опубликована работа «Обзор рыб дальневосточных морей». С того времени наши сведения о рыбах Японского моря как материкового, так и японского побережий значительно разрослись, и настало время дать не только общий список рыб всего этого моря, но и представить на основании накопившихся данных соображения о происхождении ихтиологической фауны этого в высокой степени своеобразного бассейна.

В настоящее время автором закончена работа, являющаяся результатом как полевых исследований на месте (последний раз автор посетил Японское море в 1934 г.), так и обработки коллекций Зоологического института Всесоюзной Академии Наук СССР. Равным образом в этой работе автором использована вся доступная литература. Настоящая статья является содержанием доклада на совещании биогруппы Академии Наук СССР в Москве и в основном представляет несколько расширенное резюме указанной выше работы.

Основная задача настоящего доклада — высказать некоторые соображения по истории развития фауны рыб Японского моря и его бассейна на основании анализа современных данных о составе и распределении этой фауны, а также на основании данных о гидрологическом режиме и геологической истории этого водоема.

Японское море в гидрологическом отношении представляет собою внутреннее море с мелководными проливами и весьма своеобразным гидрологическим режимом, резко отличным от режима соседних морей и океана. Большое влияние на гидрологический режим Японского моря оказывает Куросиво, в основном лишь в поверхностных слоях воды, но еще большее значение имеют климатические факторы, обусловливающие резко выраженное явление сезонности, особенно в северо-западном районе моря. С точки зрения динамики развития Японское море представляет собою постепенно охлаждающийся и все более осолоняющийся водоем, что обусловливается влиянием сибирского зимнего антициклона, явлением вымораживания поверхностных слоев воды в зимнее время, отмеченным Гомоюновым (1928), а также притоком вод высокой солености Куросиво. Особенности гидрологического режима Японского моря резко сказываются на современном состоянии фауны рыб и ее распределении.

В зоогеографическом отношении фауна рыб Японского моря является крайне разнообразной (около 600 видов, почти все отряды морских рыб) и включает как элементы индо-западнотихоокеанской, так и северотихоокеанской фауны, при наличии значительного числа эндемичной японской фауны, но при отсутствии глубоководной фауны рыб тихоокеанского побережья Японии. Основной особенностью фауны Японского моря является отсутствие отчетливо выраженных границ между отдельными фаунами и наличие своеобразного налегания тепловодной фауны на холодноводную с резко выраженными в связи с этим горизонтальными и вертикальными миграциями, обусловленными сезонностью гидрометеорологического режима района Японского моря.

История развития фауны Японского моря (в основу которой принята, в виде рабочей гипотезы, последовательность фаз А. Н. Криштофовича) представляется схематически в следующем виде.

I. В доледниковую, или алданскую, фазу Японское море представляет собой мелководный водоем солоноватоводного [лагунные осадки (Iki, 1928)] или, возможно, даже пресноводного характера.

II. В фазу первого оледенения, или чукотскую, имеет место поднятие до 700 м. Японское море является в эту фазу замкнутым водоемом (Yabe, Криштофович) и по своему характеру является пресноводным, о чем мы судим на основании сохранившихся реликтов в фауне рыб Японского моря: *Leuciscus brandti, Hucho perryi, Acipenser medirostris.* В эту фазу Амур, повидимому, впадает непосредственно в Японское море — или через оз. Кизи или через Сахалинский фарватер.

Реки бассейна Японского моря имеют в эту фазу значительно большее протяжение и населены типичной пресноводной фауной амурско-манчжурского характера. Река Суйфун включает в состав своего бассейна все реки залива Петра Великого и, возможно, сообщается с р. Тумень-Ула и с реками залива Броутона. Река Хуанхе включает в свой бассейн рр. Ляохе, Ялу и другие речки юго-западной Кореи, а также рр. склона Кю-сю и юго-восточного склона Ниппона на север до р. Тонегава. Устье р. Хуанхе в эту фазу простирается заметно восточнее положения современной изобаты в 700 м. В эту же фазу есть основание предполагать существование на месте Охотского моря пресноводного водоема, а также существование связи бассейнов рр. Анадыря и Юкона.

III. Межледниковая, или номская, фаза синхронична с сильным опусканием суши, местами до 500 м ниже современного уровня моря, а по сравнению с предыдущей фазой на 700 + 500 = 1.200 м. В эту фазу происходит осолонение пресноводных водоемов, существовавших на месте современных Японского, Охотского и, может быть, Берингова морей. На эту фазу приходится, повидимому, наиболее бурный период формирования значительного числа проходных рыб северной части Тихого океана, в том числе, возможно, и лососей; гибель типично речной фауны рыб современных коротких рек Японского, Охотского и Берингова морей и образование значительного числа солоновато-водных форм этих же бассейнов. Фауна морских рыб тихоокеанского побережья Японии проникает в эту фазу в Японское море.

IV. В фазу второго оледенения, верхоянскую или таймырскую, Японское море вследствие нового поднятия вновь становится замкнутым бассейном, но уже морского типа. Изоляция Японского моря от Тихого океана способствует бурному и быстрому процессу видообразования, и, как мы полагаем, в эту фазу в Японском море образовалась значительная часть эндемичной фауны Японии, реэмигрировавшей в следующую за фазой второго оледенения послеледниковую фазу в воды тихоокеанского побережья Японии. В эту фазу Японское море остается еще мелководным водоемом, о чем говорит отсутствие в составе его современной фауны глубоководных рыб. Частично проникшая в номскую фазу глубоководная фауна рыб погибает или сохраняется в виде отдельных случайных реликтов [*Pterothrissus gissu* Hilg., *Argentina kagoshima* Jordan & Snyder, *Maurolicus muelleri* (Gmelin), *Allolepis hollandi* Jordan & Hubbs]. Погибшая во время номской фазы пресноводная фауна рр. юго-восточного Ниппона, Кю-сю и юго-западной Кореи вновь восстанавливается благодаря возобновлению связи р. Хуанхе с этими реками. Восстанавливается связь р. Суйфуна с реками залива Петра Великого, о чем можно судить по наличию в этих речках элементов амурской фауны. Реки к северу и к югу от залива Петра Великого не восстанавливают своей пресноводной фауны, погибшей во время номской фазы. Река Амур в фазу второго оледенения уже не впадает в Японское море, а огибает северную оконечность о. Сахалина и впадает в Тихий океан, где-то на линии Курильской гряды. Реки Сахалина (Тымь и Поронай), Шантарских островов и южной части материкового побережья Охотского моря входят в бассейн р. Амура, о чем можно судить по сохранившимся в этих реках реликтам амурской фауны: *Leuciscus waleckii, Phoxinus percnurus sachalinensis, Rhodeus sericeus, Esox reicherti, Mesocottus haitej, Cottus amblystomopsis, Lota lota*. Восстанавливается связь Анадыря с Юконом: *Catostomus catostomus, Dallia pectoralis, Lota lota maculosa*.

V. В камчатскую, или послеледниковую, фазу, сопровождающуюся новым опусканием, но заметно меньшим по размерам, чем в номскую фазу, происходит, по А. Н. Криштофовичу, что вполне совпадает и с нашими данными, образование глубоких впадин вдоль берегов Восточной Азии и окончательное отделение Северной Америки, Сахалина и Японии. Относительно небольшие глубины проливов мешают проникновению абиссальной фауны рыб в Японское море. Вновь нарушается связь бассейнов рр. Амура и Хуанхе, но относительно меньшая по размерам трансгрессия не уничтожает целиком

пресноводной фауны рр. Сахалина, Шантарских островов, Охотского побережья, юго-восточного Ниппона, Кю-сю и юго-западной Кореи и позволяет на основании сохранившихся реликтов *Pseudobagrus, Ischikauia, Sarcochilichthys, Opsariichthys uncirostris, Trachidermus fasciatus, Oryzias latipes, Pseudogobio esocinus, Parasilurus asotus, Liobagrus reini, Zacco platypus, Pseudorasbora parva, Cyprinus carpio* восстановить предложенную выше картину истории развития фауны рыб Японского моря. В эту фазу в Японское море проникают элементы северной тихоокеанской фауны, чему способствует заметное понижение термического режима Японского моря, особенно в его северной части.

VI. Последующее за камчатской, или послеледниковой, фазой относительно небольшое поднятие суши переносит нас в современную, или манчжурскую, фазу, при которой мы имеем современные очертания материка и современное распределение фауны.

В очерке истории развития фауны рыб Японского моря одним из исходных положений выдвигаемой нами рабочей гипотезы является относительно недавнее — конец ледникового периода — происхождение глубин Тихого океана вдоль восточного побережья Азии и простирание материка Азии заметно далее на восток, чем то можно предполагать на основании современной батиметрической карты. Данные исследований последних лет в области сейсмологии (Wadati, Jones), зоогеографии (Ekman и др.), особенно в связи с изучением Гавайских островов (Germain), географии (Schott) и геологии (Криштофович), также ставят под известное сомнение точку зрения о постоянстве глубин Тихого океана. В связи с этим вырисовывается необходимость пересмотра и критики существующих воззрений, что в первую очередь потребует организации комплексного океанографического изучения Тихого океана, имеющего в основе задачи биогеографического характера.

ПРЕНИЯ ПО ДОКЛАДУ Г. У. ЛИНДБЕРГА

Акад. В. Л. Комаров. Я с удовольствием выслушал ваш интересный и содержательный доклад о происхождении фауны рыб Японского моря.

Т. С. Расс. Какова стеногалинность реликтов пресноводной фауны рыб?

И. И. Пузанов. Сколько оледенений вы принимаете и синхронны ли они с европейскими? Каков гидрологический режим Японского моря во вторую фазу ледникового поднятия?

М. Н. Римский-Корсаков. Как объяснить некоторое противоречие богатства фауны моря с его недавним происхождением?

Бей-Биенко. В какой период времени могли сформироваться эндемики?

Н. Л. Чугунов. Прошу осветить вопрос о проникновении северных рыб Охотского моря в Японское, особенно в связи с происхождением промысловых лососевых рыб.

Г. У. Линдберг дает соответствующие ответы, подробнее останавливаясь на вопросах Римского-Корсакова и Бей-Биенко: богатство фауны рыб Японского моря обусловлено историей образования водоема и его фауны и современным гидрологическим режимом моря. Скорость же эволюционного процесса и образование эндемиков

не однотипны для различных групп рыб и находятся в какой-то зависимости от степени резкости изменений всей суммы условий, которые в процессе исторического развития фауны имеют место. В условиях образования столь своеобразного водоема, как Японское море, эволюционный процесс шел очень быстро.

А. Д. Некрасов. Скорость эволюционного процесса, разлагающегося на целый ряд отдельных фаз, определяется целым рядом условий, и ваша гипотеза дает возможность всем различным отдельным моментам эволюционного процесса, как я его понимаю, работать.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Е. С. НЕИЗВЕСТНОВА-ЖАДИНА

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА БИОЦЕНОЗОВ РЕЧНОГО РУСЛА И МЕТОДЫ ИХ ИЗУЧЕНИЯ

В потамологических исследованиях до настоящего времени существует разрыв между наблюдениями гидробиологов и гидрометров, вследствие чего биологические наблюдения не получают точной топографо-гидрологической основы, необходимой для изучения причинных связей между организмом, биоценозом и средой.

Автор, на основании изучения распределения донных биоценозов на одном из перекатов Нижней Оки, считает необходимым при исследовании рек с биологической точки зрения соблюдение ряда принципов, которые им и перечислены. Население речного дна он предлагает разделить на следующие биоценозы по отношению их к субстрату и к течению: 1) литореофильный, 2) псаммореофильный, 3) аргилореофильный, 4) фитореофильный и 5) пелореофильный.

Настоящий доклад является краткой сводкой результатов моих работ над донной фауной Нижней Оки в 1933—1935 гг. Основная часть исследований[1] была проведена на Новинской комплексной гидрологической станции[2] (б. Окская биологическая станция в г. Горьком) в 1933 — 1934 гг., остальные работы велись в изыскательских партиях Гипроводтранса летом 1935 г. В полевой части этих исследований, а также и в обработке материала принимали участие коллективы сотрудников Новинской станции и Гипроводтранса — гидрологи, гидротехники, топографы и аналитики, студенты-гидробиологи С. М. Ляхов и Н. С. Менюк, выполнившие большую часть работы по сбору и подсчету донной макрофауны, и целый ряд специалистов по различным фаунистическим группам.

Обработка материалов и отчасти литературное оформление работы исполнено по плану вышеупомянутых учреждений, но окончательные выводы из всего материала и подготовка рукописи к печати выполнена мною в 1936 г. в Зоологическом институте АН.

Главная задача исследования, поставленная на Новинской станции, состояла в установлении причинных связей между организмом, биоценозом и средой в целях получения материала для прогноза

[1] Работа по материалам станции готова к печати и будет помещена в «Трудах Зоологического института АН» под заглавием «Биогидрология дна р. Оки у Новинок» — Е. С. Неизвестнова-Жадина и С. М. Ляхов.

[2] Относительно организации и программы Новинской комплексной станции см. статью Неизвестновой (1933).

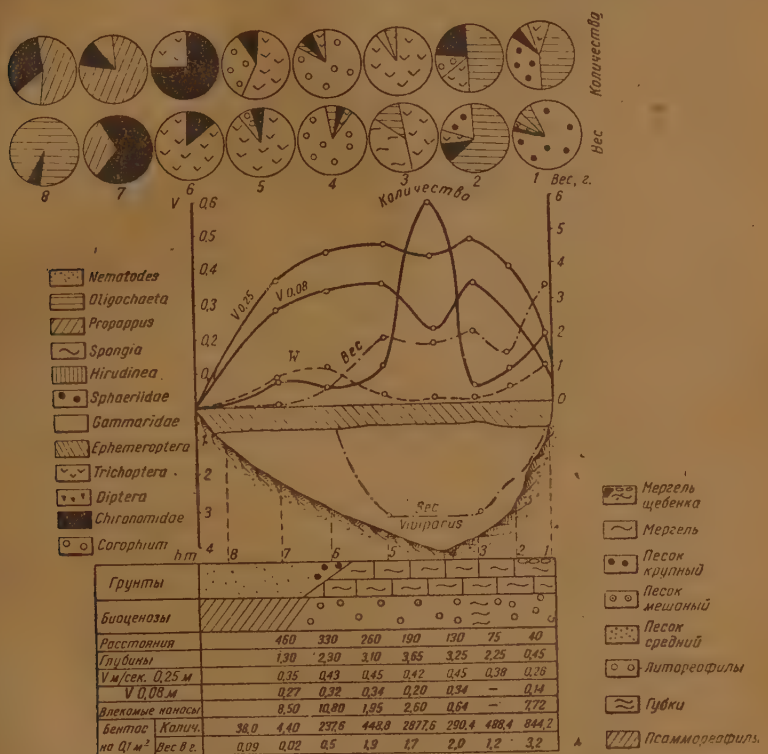
влияния гидротехнических сооружений на фауну рек, а также в подсчете и выяснении закономерностей распределения биомассы по руслу реки. В работах Гипроводтранса задача исследования была несколько сужена и заключалась в выяснении роли организмов в процессах деформации русла.

Основная методическая установка всех исследований состояла в одновременности работы биолога, гидрометра и гидрохимика на закрепленных точках гидрометрических створов в течение круглого года. Факторы среды, влияющие в той или иной степени на донное население реки, учитывались с возможной полнотой. Составлены карты дна в горизонталях, ежедневно на специально построенных водопостах велись наблюдения над уровнем и поверхностными уклонами, ежедневно замерялась температура воды. При каждой работе замерялись скорости течения в шести точках на вертикали (шестая точка бралась в 8 см от дна вертушкой Отта тип X, укрепленной на приборе Полякова), отбирались пробы взвешенных наносов батометром Жуковского, пробы воды для химических анализов, пробы планктона, замерялась температура и прозрачность воды. При обработке планктических проб особое внимание обращалось на учет бентонных организмов, их экскрементов и отбросов (пустые шкурки, коконы и т. п.). На дне каждой скоростной вертикали отбирались пробы влекомых наносов прибором Полякова (в партии Гипроводтранса ванночкой Аполлова), пробы грунта и бентоса. Пробы грунта отбирались щупом Аполлова, причем пробы перекладывались из щупа в особую баночку, без нарушения структуры грунта. Все пробы грунта подвергались визуальному описанию, а пробы песка — механическому анализу. Те же пробы щупом служили для изучения микробентоса, который исследовался всегда в живом виде непосредственно в грунте или путем отмучивания пробы. Для сбора и учета макробентоса применялась разнообразная методика, соответственно качеству грунта, глубине воды, величине собираемых организмов и их экологическим особенностям. На мергеле сборы делались щупом Аполлова (пять и больше выемок в каждом пункте сбора), который для макрофауны мелких и средних размеров (черви, личинки насекомых) при большой плотности населения достаточен даже и для количественного учета. Крупные моллюски (*Viviparus*, *Dreissena*) учитывались здесь дночерпателем Петерсена (0.1 м²), который, не врезываясь в грунт, собирал моллюсков с его поверхности. *Unionidae* учитывались площадками в 1 м² (Жадин, 1937). На чистых и заиленных песках употреблялся дночерпатель Петерсена, пробы отмучивались в тазу и профильтровывались через шелковое сито. В прибрежье употреблялись щуп Глушкова и трубки для исследования вертикального распределения фауны в песке. Для учета фауны зарослей употреблялся цилиндр с площадью отверстия в 0.1 м². Цилиндр накладывался на заросли, и внутри него выбирались все растения вместе с сидящей на них фауной, скребком вынимался грунт, а все содержимое толщи воды внутри цилиндра профильтровывалось сквозь шелковое сито.

Место работы на реке определялось по створам или при помощи мензулы.

Кроме основной серии работ, проведенных совместно с гидрометрами, произведен ряд отдельных биологических наблюдений, драгировок сеткой Экмана, ножевой драгой и др., сборов энтомофауны и т. п.

Особое внимание было обращено на графическое оформление результатов работ непосредственно после окончания каждого этапа исследования. Результаты каждой работы по створу выражались в графиках (фиг. 1), на которые наносился профиль створа, кривые средних и придонных скоростей, кривые элементарных расходов влекомых наносов (W), кривые распределения количества донных организмов и биомассы по створу. Вверху графика показывался в



Грунты							
Биоценозы							
Расстояния	460	330	260	190	130	75	40
Глубины	1,30	2,30	3,10	3,65	3,25	2,25	0,45
V м/сек. 0,25 м	0,35	0,43	0,45	0,42	0,45	0,38	0,26
V 0,08 м	0,27	0,32	0,34	0,20	0,34	–	0,14
Влекомые наносы	8,50	10,80	1,95	2,60	0,64	–	7,72
Бентос на 0,1 м² Колич.	38,0	4,40	237,6	448,8	2877,6	290,4	488,4	844,2
Бентос на 0,1 м² Вес в г.	0,09	0,02	0,5	1,9	1,7	2,0	1,2	3,2

Фиг. 1. Биогидрологический график по главному створу Новинской станции, 3 марта 1934 г.

циклограммах качественный состав бентоса и количественные соотношения между группами организмов. Внизу графика помещалась полоска условных обозначений грунтов и биоценозов и таблица цифровых данных, по которым был составлен график. Серии створных графиков служили как для наглядного сопоставления распределения донных организмов в связи с распределением различных факторов среды, так и для вычисления биомассы по створу. Биомасса створа β[1] подсчитывалась путем планиметрирования кривой биомассы на графике (с поправкой на рельеф дна) и выражалась в граммах сырого веса на полосу дна по створу шириной в 1 м. Величина β

[1] Обозначение β для биомассы, вместо обычной B, введено вследствие того, что буквой B в речной гидрологии обозначают ширину реки.

служила для сравнения разных створов, а также для изучения сезонной динамики биомассы.

Результаты работ по участку (сезонные серии расходов) наносились на серии карт (карты расходов влекомых наносов и скоростей, карты грунтов и биоценозов, карты распределения биомассы).

Фиг. 2. Карта дна Новинского участка. Горизонтали дна в абсолютных отметках (в метр. над уровнем Балтийского моря). Для каждого створа изображена кривая средних скоростей. Номера на створах отмечают точки работ (скоростные вертикали)

Участок Нижней Оки, на котором вела наблюдения Новинская комплексная станция (фиг. 2), представляет собой слабо выраженный перекат (так называемый Новинский перевал). На участке разбиты две береговые магистрали, соединенные 5 гидрометрическими створами; точки постоянных работ закреплены веерными створами. Магистрали и гидрометрические створы закреплены реперами и мачтами. На I, II и III створах расположены водопосты.

Первый (I) створ падает на конец верхней лощины переката, створ II на гребень переката, створ III на начало нижней лощины переката. Ширина реки в межень около 450 м.

Глубины в низкую межень на гребне переката не превышают 3 м, на плесе доходят до 6.5 м. Средние (по вертикали) скорости на участке невелики — в межень на гребне переката не превышают 0.8 м/сек, на плесовых лощинах падают до 0.3 м/сек. В паводок наибольшие скорости достигают 1.41 м/сек (1934 г.). Скорости течения уменьшаются по направлению к дну, причем скорости на 8 см от дна распределяются совершенно неправильно, в сильной зависимости от микрорельефа дна, и совершенно не соответствуют теоретическим цифрам, полученным по эпюре скоростей. Вследствие этого для сравнительной характеристики скоростных условий различных точек русла нами берется или средняя скорость по вертикали или скорости

на 25 см от дна. Скоростный режим самых придонных слоев воды, с которыми соприкасается донная фауна, остается еще чрезвычайно мало изученным, вследствие полной неразработанности этого вопроса в гидрологии и отсутствия методов измерения течений и их направлений у самого грунта. Можно лишь сказать, что донные организмы живут при условиях значительно меньших скоростей течения, чем те, которые мы наблюдаем на поверхности потока, практически в иных случаях близких к нулю, причем скорости эти чрезвычайно пульсируют и постоянно меняют свое направление, совершенно не соответствуя общему направлению потока.

Геологическое строение участка изучено по профилю главного (II) створа, который составлен на основании данных бурения 8 скважин (Порошин, 1934). Коренной берег сложен из пермских пестроцветных мергелей, левый — из песчаных аллювиальных наносов с глинисто-илистыми прослойками. На дне реки до середины русла в межень выходят мергеля, далее к левому берегу на мергель налегают все более и более утолщающимся слоем аллювиальные пески, которые в межень выходят в виде широкого (около 400 м) песчаного пляжа («левобережный побочень»). Распределение донных наносов по руслу не является постоянным в течение года, а меняется весьма существенно, соответственно колебанию других гидрологических элементов (уклоны, уровни, скорости), изменяющих тип внутренних циркуляционных течений в потоке, от которого непосредственно зависит характер распределения наносов. Лосиевский (1934) при исследовании механизма внутренних течений на моделях переката установил 4 их типа: 1) расходящийся, 2) сходящийся, 3) односторонний и 4) смешанный, соответствующие четырем типам распределения песчаных отложений в русле. На нашем участке господствует третий (односторонний) тип внутренних течений, т. е. донные струи направляются от крутого правого берега к левому, неся за собою донные наносы; у левого берега струи поднимаются на поверхность потока и направляются обратно к правому берегу, где в области 3-й вертикали опускаются на дно. В области восходящих течений получается намыв — аккумуляция наносов, а в области нисходящих течений — размыв. Но при увеличении поверхностных уклонов, возрастании уровня и скоростей тип течения меняется на смешанный — пески начинают сноситься ближе к правому берегу, область восходящих течений устанавливается на 5-й вертикали, где начинает происходить аккумуляция наносов. Наиболее резко этот процесс выражен в паводок. Эпюры поверхностных скоростей в таких случаях получают ясный прогиб на 5-й, а иногда и на 4-й вертикали. В понимании причин распределения донных биоценозов и их сезонной динамики по руслу эти особенности механизма внутренних течений в потоке имеют чрезвычайно важное, иногда решающее значение.

Биоценозы речного дна по своему отношению к двум основным факторам распределения речного бентоса: характеру грунта и скоростям течения, разделены мною на следующие группы.

1. Литореофильные биоценозы, обитающие на твердом субстрате при течении различной силы[1]. В этом биоценозе большое развитие

[1] Термин, несколько видоизмененный, заимствован у Shelford (1914), где он определяет сообщества текучей воды как литореотаксические, т. е. имеющие положительные реакции на течение и твердый грунт (положительный реотаксис и тигмотаксис).

получают сидячие (губки) и полусидячие формы (*Corophium* со своими прикрепленными к субстрату домиками), формы с характерной уплощенностью тела, с наличием разнообразных органов прикрепления — крючков, коготков, присосок и т. п. Литореобионты все обладают высокой оксифильностью и соответствующими особенностями строения органов дыхания. Питание идет, главным образом, за счет транзитной пищи, для улавливания которой литореофилы имеют самые разнообразные приспособления. Состав литореофильных сообществ из различных текучих вод и особенности строения литореобионтов хорошо изучены [Бенинг (1924) и др.], причем почти все авторы обычно и считают только эту группу организмов настоящими реобионтами. Литореобионты чрезвычайно чувствительны к наносам, при занесении твердого дна песком или илом все сидячие, неподвижные формы должны неизбежно погибнуть, а подвижные могут мигрировать на оставшиеся участки твердого дна, а также на разные предметы (сваи, бревна и т. п.), переходя в состав так называемых обрастаний. Примером литореобионта с высокой способностью к активному выбору подходящего субстрата может служить *Hydropsyche* (опыты Shelford, 1914).

Литореофильные биоценозы можно разделить на более дробные подразделения по характеру грунта, степени его твердости (камень, известняк, мергель), по различным скоростям течения и по занимаемому им ярусу дна. На нашем участке имеется литореофильный биоценоз мергеля на течениях средних скоростей.

2. Аргилореофильные биоценозы — обитатели пластичных глин. Для этого биоценоза в наших реках характерно присутствие огромного количества роющих форм (личинки *Ephemera, Polymitarcys, Palingenia* и др.), испещряющих своими ходами глины. На нашем участке выходы пластичных глин отсутствуют, но представители аргилореофилов (личинки *Polymitarcys*) встречаются на мергеле в составе литореофильного биоценоза. Причиной этого является то, что мергель является по своим литологическим свойствам переходным от настоящих твердых грунтов к пластичным с полутвердым грунтом благодаря большому содержанию в нем глины. В некоторых местах дна участка содержание глины очень велико, и поэтому литореофильный биоценоз мергеля по составу форм имеет переходные черты к аргилореофильным биоценозам.

3. Фитореофильные биоценозы обитают в зарослях водных растений на течении. Фитореофильные биоценозы нашего участка имеют много общих форм с литореофильными, но также имеется значительное количество характерных фитореофилов (например, минирующие личинки *Chironomidae*), которые по своему образу жизни и питанию резко отличаются от литореофилов.

4. Псаммореофильные биоценозы обитают в условиях подвижных песков и по своему видовому составу чрезвычайно резко отличаются от предыдущих биоценозов. Псаммореобионты — исключительно подвижные формы, среди них сидячие и полусидячие организмы отсутствуют. Макрофауна песка (*Gammarus sarsii*, личинки *Chironominae genuinae* № 11, 12, 13, *Lipina*) обладает способностью молниеносно закапываться в песок на значительную глубину. Микрофауна речного песка (Neiswestnowa-Shadina, 1935) обитает в самой толще песка в пространствах между песчинками. Аналогичные сообщества были описаны Remane (1933) в сходных условиях (песок с подвижным

верхним слоем) для Кильской бухты. Характерные черты псаммореофилов, обитающих в толще песка,— мелкие размеры и тонкая вытянутая форма тела, приспособленные для жизни в столь тесном пространстве, наличие сильных органов прикрепления, ярко выраженный положительный тигмотаксис и вместе с тем способность к быстрым и сильным движениям. Движение происходит зачастую порывистыми толчками; Remane обозначает его как «haptische Typ». По наблюдениям на окских песках все псаммореофилы приклеивают свои кладки к песчинкам, которые влекутся течением. Молодь, вылупившаяся из кладок, быстрыми и сильными движениями передвигается между песчинками, временами крепко к ним прикрепляясь, и легко избегает как слишком глубокого засыпания песком, так и смыва в толщу воды из песка. Главным источником питания микрофауны песка являются, повидимому, бесцветные жгутиковые, в значительном количестве развивающиеся в системе лагун между песчинками. Крупные формы (*Gammaridae*) питаются транзитной пищей (планктическими водорослями) или ведут хищный образ жизни (личинка *Chironomidae*). Псаммореофилы очень чувствительны к заилению песка.

Легкое заиление песка вначале мало отражается на псаммореофилах, только их прозрачные кишечники становятся темными от поглощения детрита. Количество их даже возрастает от усиления питания. Но по мере того, как пространство между песчинками заполняется мелким детритом, кислородные условия ухудшаются, псаммореофилы вымирают, уступая место организмам, которые мною обозначаются как «пелореофилы».

5. Пелореофильные биоценозы обитают в тонком слое окисленного речного ила (от 0.5 мм до 10 см), отлагающегося на песке или на коренных грунтах. Падение скоростей до величин, допускающих оседание мелких фракций взвешенных наносов, является необходимым условием для образования налета ила на основном грунте. Несмотря на ничтожные придонные скорости, по дну, однако, может продолжаться влечение поверхностного слоя песка вместе с налетом ила. Оксифильность пелореофилов несомненна, но все же она ниже, чем у представителей предыдущих биоценозов. Реакция положительного тигмотаксиса здесь, вероятно, отсутствует. Таким образом, этот биоценоз является переходным к биоценозам стоячих вод.

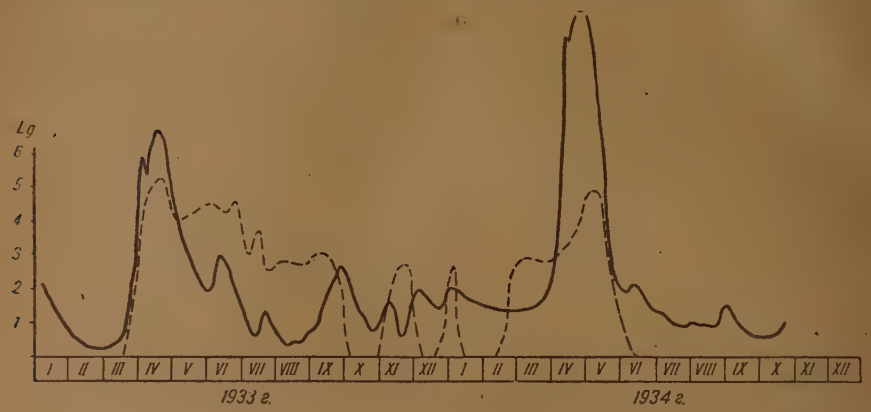
В Нижней Оке мы встречались с пелореофильным биоценозом песчаного прибрежья, характеризующимся преобладающей ролью личинок *Chironomidae* (главным образом *Chironomus Reductus*) и колоссальным развитием донных водорослей и микрофауны, с пелореофильным биоценозом песчаной середины реки, из состава которого выпадают донные водоросли и все животные, питающиеся водорослями и пелореофильным биоценозом заиленного мергеля с характерным огромным развитием *Limnodrilus newaensis*.

6. Псаммофильные биоценозы обитают в неподвижных песках. На нашем участке к этой группе биоценозов относится так называемый микропсаммон, живущий в пространствах между песчинками на увлажненных местах песчаного пляжа.

7. Пелофильные биоценозы обитают в накапливающихся из года в год илах в условиях измененного газового режима, характерного для стоячих вод. В реках пелофилы встречаются в заводях и затонах. Для этих биоценозов характерны: личинки *Chironomus*

Plumosus, *Tanypus* и так называемый иловый комплекс олигохет *Tubifex tubifex* и др. (Ласточкин, 1935 а).

Течение в реке является фактором, вымывающим донную фауну из обычных мест обитания. В толще воды всегда можно встретить значительное количество представителей микробентоса (донные коловратки, *Cladocera*, мелкие *Oligochaeta*, *Nematodes*, *Turbellaria*) и мно-



Фиг. 3. График уровня Оки и расходов бентонных организмов по главному створу Новинской станции за 1933—1934 гг. Сплошная линия—кривая уровня. Пунктир — расходы бентонных организмов в логарифмах

го самых разнообразных коконов и кладок, статобласты мшанок. Во время паводков в толщу потока попадает и макробентос (личинки *Chironomidae*, *Ephemeridae*, *Simulidae*, *Corophium*, *Gammaridae* и др.), главным образом молодь. Фиг. 3 представляет собою график секундных расходов донных организмов (макробентос) по главному (II) створу Новинского участка за 1933 и 1934 гг. В паводок проносятся через сечение створа сотни тысяч донных организмов. В межень 1934 г. при низком стоянии уровня макробентос в толще воды отсутствовал, но в 1933 г., при постоянных летних паводках и необычно высоких скоростях течения, макробентос почти все лето поднимался потоком. Приведенные данные являются преуменьшенными, так как здесь, чтобы ярче оттенить годовые колебания в сносе бентоса, расходы вычислялись лишь по поверхностным пробам и подсчитаны только крупные формы, которые при обычных для низкой межени скоростях не поднимаются к поверхности воды.

Личинки насекомых имеют преимущество перед другими донными организмами в смысле легкости распространения по руслу благодаря наличию крылатых стадий. Например, яйца *Hydropsyche*, прикрепленные к песчинкам, мы находим в значительных количествах по всему песчаному дну реки. Вылупляющаяся молодь активно ищет какого-либо твердого субстрата, чтобы укрепить свою сеточку. Всякий предмет, находящийся на песке — камень, бревно, раковина моллюска,— покрывается личинками *Hydropsyche*. В этом смысле личинка *Hydropsyche* является как бы пионером среди литореофилов, и первая захватывает всякий обнаженный от наносов участок твердого субстрата.

Биоценологический анализ донной фауны, которая выносится течением в толщу воды, показал, что наибольшее количество организмов принадлежит к пелореофильному и фитореофильному сообществам, затем следуют представители литореофильного биоценоза. Псаммореофилы, обитающие в толще песка, никогда не были находимы вынесенными течением на поверхность реки. За все годы (14 лет) наблюдения над окским планктоном только однажды была встречена живая кладка *Propappus*, однако, пустые коконы псаммореофильных *Oligochaeta* и *Turbellaria* встречаются в планктоне в каждой пробе, иногда в значительных количествах.

Наблюдения над сменой биоценозов и скоростью распространения донной фауны на вновь образованные биотопы, вследствие идущих непрестанно процессов деформации дна, вполне согласуются с данными изучения сноса организмов течением. Быстрее всех распространяются пелореофилы. Тут же вслед за выпадением илового налета, вследствие падения скоростей, с необыкновенной быстротой почти одновременно появляется и быстро увеличивается количественно пелореофильный биоценоз. На твердом грунте, где у каждой шероховатости дна, в выбоинах дна скопляются иловые наносы, везде можно найти пелореофилов. Несколько неясен вопрос о расселении крупных *Tubificidae*, в частности *Limnodrilus*, которые также с необыкновенной быстротой захватывают заполненные илом впадины мергеля. Экология их мало исследована, возможно, что они вымываются вместе с илом, влекутся при больших скоростях по дну и остаются всюду, где находят подходящие условия. Однажды на песчаном дне середины реки нами был встречен клубок таких катящихся по дну *Limnodrilus* вместе с личинками *Chironomus Reductus*. С такой же быстротой заселяются появляющиеся при низкой межени заросли водных растений. Обнажающиеся участки твердого дна заселяются литореофилами не так быстро, заселение происходит постепенно, и его можно проследить в течение недели. Свежие намывы песка, песок на затопленных пляжах заселяется вначале лишь псаммореофильными личинками *Chironomidae*, фауна же толщи песка расселяется очень медленно, лишь при наличии особо благоприятных условий — сильного влечения песка и т. п. Таким образом, в реке имеются все возможности быстрых расселений донной фауны и постоянного смешения биоценозов, однако, вследствие высокой стенотопности бионтов биоценозы резко и ясно разграничены.

Путем сопоставления распределения речного бентоса с гидрологическими факторами быта реки установлены следующие характерные «режимные зоны» Новинского участка.

Полоса мергеля:
1. Зона боковых выносов с подзоной зарослей водных растений.
2. Зона стабильного дна.
3. Переходная зона.

Полоса аллювиальных песков:
4. Зона двигающихся песков с подзонами крупного и среднего песка.
5. Зона песчаного прибрежья.
6. Периодически заливаемая зона.

Приведем здесь возможно краткую характеристику режимных зон по главному створу.

1. Зона боковых выносов (ширина в межень около 30—45 м) расположена у самого коренного правого берега, занимает 1-ю и отчасти 2-ю вертикаль главного створа, характеризуется присутствием галечно-гравелистого наноса из обломков мергеля, выносящегося с разливаемых берегов, с примесью мешаного кварцевого песка и ила. Скорости течения уменьшены по сравнению со стрежнем реки. Средняя скорость на 1-й вертикали в межень колеблется от 0.21 до 0.38 м/сек, придонная на 25 см от дна 0.17—0.38 м/сек, на 8 см от дна 0.10—0.26 м/сек. На 2-й вертикали средняя скорость 0.30—0.58 м/сек, придонная на 25 см от дна 0.19—0.41 м/сек, на 8 см от дна 0.10—0.37 м/сек. Влечение донных наносов невелико, иногда совсем затухает, иногда усиливается. Донное население представляет мозаику из литореофилов, занимающих участки обнаженного мергеля, и пелореофилов, занимающих гнезда ила. Псаммореобионты здесь отсутствуют. У самого уреза правого берега обособляется узкая полоса (0.5—1 м), где под действием прибоя происходит отложение мелкого песка и илистых частиц. Здесь довольно богатая фауна (260 экз. на 0.1 м²), состоящая из пелореофилов и очень небольшого количества литореофилов. Среднее количество организмов в зоне боковых выносов 507 экз. на 0.1 м².

2. Зона стабильного дна (3-я и отчасти 4-я вертикаль). Здесь поверхность мергеля большею частью плотная и ровная, иногда слегка бугристая с крупной щебенкой. Никогда не наблюдается сколько-нибудь ощутительных скоплений наносов поверх мергеля, но в углублениях микрорельефа и в трещинах мергеля всегда есть зерна кварцевого песка и немного ила. Здесь (около 4-й вертикали) проходит линия максимальных скоростей. Скорости (средние) на 3-й вертикали в межень колеблются от 0.50 до 0.82 м/сек, придонные на 25 см от дна 0.24—0.63 м/сек, на 8 см от дна 0.15—0.45 м/сек. На 4-й вертикали средние скорости 0.45—0.78 м/сек, придонные на 25 см от дна 0.25—0.67, на 8 см от дна 0.13—0.60. Элементарные расходы наносов здесь минимальны (десятые доли миллиграмма на пог. м/сек) и состоят большею частью из экскрементов водных животных.

Население стабильной зоны составляет литореофильный биоценоз, достигающий здесь чрезвычайно высокого, максимального по створу, количественного развития, но качественно мало разнообразный. Основную массу населения составляют следующие формы: *Corophium curvispinum* (среднее обилие 3 483 экз., максимальное 16 800 экз. на 0.1 м²), губки[1] *Ephidatia fluviatilis* и *Spongilla lacustris* [вес (средний) 2.4 г на 0.1 м²], личинка *Hydropsyche ornatula* (среднее обилие 252.1 экз. на 0.1 м², максимальное 1 848 экз.), *Viviparus viviparus* (среднее обилие 20 экз., максимальное 163 экз.). Среднее количество фауны (без *Unionidae* и без губок) 3 863 экз. на 0.1 м². Поверхность мергеля здесь буквально сплошь покрыта живой коркой губок, домиков *Corophium*, всюду сплетаются сетки *Hydropsyche*. *Viviparus* распределен пятнами с большим колебанием в количестве. На фоне основного населения встречаются в малых количествах: личинки *Heptageniinae, Oligneuriella rhenana, Polymitarcys virgo, Leptocerus annulicornis, Dikerogammarus haemobaphes, Fredericella sultana, Unio*

[1] Губки здесь встречаются в виде плоских корочек, плотно приросших к грунту,—типичная реофильная морфа.

pictorum, *Unio timidus*, *Nais behningi*, *Paranais naidina*, *Dreissena polymorpha*. Со скоплением наносов в микрорельефе мергеля связаны единичные экземпляры *Limnodrilus hoffmeisteri* и *L. newaensis*, *Sphaerium rivicola* и *Sphaerium corneum*, *Pisidium supinum*. Личинки *Chironomidae* представлены 12 формами, из которых только 4 часты и более или менее обильны: *Paratanitarsus*, *Diamesa*, *Korbuella* Lip., *Trichocladius Algarum*. Микробентос беден, всего 5 видов коловраток, 4 вида *Cladocera*. Донные водоросли отсутствуют.

Наиболее резко к этой зоне приурочены губки, которые никогда не встречаются ни ближе к берегу, ни дальше в глубь реки по направлению к 5-й вертикали. Остальные основные формы этого биоценоза, хотя и встречаются вне этой зоны, но сильно уменьшаются в количественном развитии. Так, в зоне боковых выносов в 5 раз падает среднее обилие *Corophium* и *Hydropsyche*.

Подзона зарослей развивается почти до границы боковых выносов, т. е. до того места, где глубины резко падают. Заросли состоят, главным образом, из *Butomus umbellatus* и *Potamogeton perfoliatus*. В общей сложности численность животного населения достигает здесь 1 147—1 503 экз. на 0.1 м² (из них на корнях и в грунте 220—227 экз.). На корнях и на дне преобладают *Sphaeriidae*, личинки *Chironomidae*, *Tubificidae* — смесь литореофилов с пелореофилами. На самих растениях *Neureclipsis bimaculata* (до 205 экз.), *Hydropsyche*, *Corophium* (до 137 экз. на 0.1 м²), *Dikerogammarus* (до 72 экз.), личинки *Simulium*. Из *Chironomidae* особенно много *Trichocladius Algarum*, *Polypedilum*, *Chironominae genuinae* № 6, встречаются *Endochironomus* и *Korbuella*. По количественному развитию и по некоторой разнице в качественном составе можно здесь различить биоценозы сусака и биоценозы рдеста.

3. Переходная зона (5-я вертикаль главного створа) расположена на границе твердого мергеля и полосы аллювиальных песков. Она характеризуется непостоянством режима влекомых наносов. Скорости в межень здесь часто бывают меньше, чем на 6-й и 4-й вертикалях, хотя средние меженные величины скоростей очень близки. На 5-й вертикали средние скорости от 0.40 до 0.76 м/сек, придонные на 25 см от дна 0.35—0.70 м/сек, на 8 см от дна 0.14—0.39 м/сек. Расходы донных наносов колеблются от десятых долей миллиграмма до 862.0 мг/сек на 1 пог. м. На этой зоне отражаются те смены направления внутренних течений, о которых говорилось выше, благодаря чему мергель здесь то заносится песком то песок снова смывается. Песок, который здесь временами наносится, по своему механическому составу может считаться «мешаным», т. е. вместе с крупными фракциями (грубый песок, мелкий гравий) имеется значительное количество среднего песка, в то время как промежуточные фракции (крупный песок) отсутствуют. Непостоянство гидрологического режима резко отражается на донной фауне, вызывая ее чрезвычайное обеднение. Песок, нанесенный на мергель, или безжизнен весной или населен очень обедненным псаммофильным биоценозом. После смыва песка обнажается совершенно безжизненный мергель, который понемногу заселяется литореофилами (личинки *Hydropsyche*, *Chironomidae*, редко *Corophium*) до следующего заноса песком. Нанос песка вызывает временное смешение фауны литореофилов и псаммореофилов, затем литореофилы исчезают. Следующий размыв повторяет ту же картину.

4. Зона влекомых песков с подзонами крупного и среднего песка, постепенно переходящими одна в другую.

Подзона крупного песка с преобладающей фракцией зерен светлого кварцевого песка в 1—0.5 мм (6-я вертикаль главного створа) характеризуется следующими величинами скоростей течения в межень: средние скорости по вертикали около 0.6 м/сек (0.41—0.75 м/сек), придонные на 25 см от дна около 0.5 м/сек (0.40—0.70 м/сек), на 8 см от дна около 0.3 м/сек (0.22–0.41 м/сек). Влечение песка всегда велико и достигает здесь максимальных величин по створу (до 1 470.0 м на 1 пог. м/сек). Донная микрофлора отсутствует. Фауна представлена бедным по числу видов типичным псаммореофильным биоценозом. Из фауны толщи песка отметим: *Propappus volki* Mich.— постоянный и самый обильный компонент этой подзоны (до 16 690 экз. на 0.1 м², в среднем 1 517 экз.), *Potamodrilus stephensoni* Last. и *Aeolosoma neiswestnovi* Last.[1] — мелкие неопределенные виды *Vematodes* (до 16 680 экз. на 0.1 м²), *Turbellaria* из семейства *Otoplanidae*, несколько характерных видов *Rotatoria*, из *Protozoa* главным образом *Loxodus rostrum f. C.* Из крупных форм здесь встречаются постоянно *Gammarus sarsii*, единично *Metamysis strauchi* и весьма обильны личинки *Chironominae genuinae* № 11, 12 и 13 (до 97 экз.), *Sphaeriidae* (до 8 экз.).

К 7-й вертикали главного створа преобладающей становится средняя фракция (0.25—0.50 мм). Меженные скорости (средние по вертикали) здесь держатся около 0.35 м/сек (0.28—0.60 м/сек), придонные на 25 см от дна около 0.3 м/сек (0.13—0.43 м/сек), на 8 см от дна около 0.2 м/сек (0.13—0.31 м/сек). Влечение донных наносов в общем слабее, чем на 6-й вертикали, но все же достигает иногда в межень 835 0 мг на 1 пог. м/сек. В низкую межень, когда глубины не превышают 1—1.5 м, население дна 7-й вертикали отличается от подзоны крупного песка появлением донных диатомей, обрастающих песчинки. Значительно уменьшается количество *Propappus* и *Otoplana* по сравнению с дном 6-й вертикали. Сильно возрастает количество *Gammarus sarsii*, и появляется много новых форм псаммофильных *Rotatoria* (главным образом из семейства *Dicranophoridae*) и *Protozoa*.

5. Прибрежная зона песков. При низком уровне здесь ясно можно наблюдать рельеф песков в виде низких дюн («кос»), за крутым склоном которых погашаются скорости течения и откладывается тонкий слой речного ила. Места выпадения ила, «закосья», резко выделяются своим темным цветом, чередуясь со светлыми песчаными полосами, «предкосьями» (отлогий склон песчаной косы). Верхние части закосий вдаются в песчаный пляж в виде ряда мелких бухточек, сильно изрезывающих береговую линию песчаного пляжа. Режим песчаного прибрежья весьма отличается от режима реки. Температура летом выше на несколько градусов, осенью ниже, чем на середине реки, активная реакция значительно щелочнее, содержание растворенного железа выше, чем на стрежне. Типы закосьев по своему химико-физическому режиму весьма разнообразны.

Ил в закосьях коричневатого цвета, состоит из частей деформированных животных и растительных тканей, экскрементов и неорганических частиц. Толщина слоя ила не превышает 10—15 см, а обычно

[1] См. работы Neiswestnowa-Shadina, 1935 и Lastočkin, 1935.

меньше 1 см. Верхний слой представляет собою очень рыхлый, нацело окисленный буроватый детрит с выключениями гидрата окиси железа, далее идет слой пепельно-черного ила, смешанного с песком, где железо находится в виде сернистых соединений. Иловой слой недолговечен, и его верхний слой постепенно нарушается боковыми волнениями; при паводках ил вымывается почти нацело.

В закосьях наблюдается мощное развитие пелореофилов, среди которых ведущую роль играют личинки *Chironomidae* (до 4 976 экз. на 0.1 м²). Наиболее характерен и обилен *Chironomus Reductus* (до 1 000 экз. на 0.1 м²), близкие цифры дает *Atanytarsus, Culicoides* развивается до 500 экз. на 0.1 м². Далее в уменьшающихся количествах: *Chironominae genuinae* № 6 Lip., *Polypedillum, Monodiamesa bathyphila* и *Orthocladiinae*, единичны личинки *Limnophila* и *Peditia*. Чрезвычайно многочисленны *Nematodes*. Из *Oligochaeta* можно отметить *Limnodrilus newaensis*, сидящий нередко в песке на глубине 10—15 см, *Tubifex barbatus* и *Vais obtusa*. Из *Mollusca* преобладают *Sphaerium solidum* и *Unio tumidus*, реже встречаются *Pisidium supinum, P. henslowanum, Unio crassus, U. pictorum* и *Anodonta piscinalis*. Из *Rhynchota — Micronecta minutissima*.

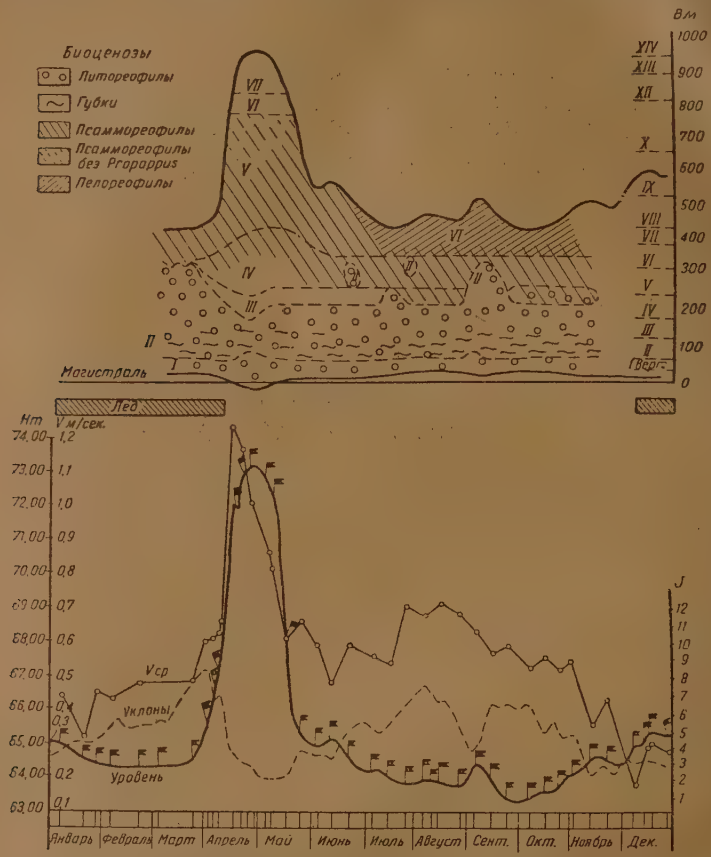
Микробентос чрезвычайно богат и разнообразен. Донная микрофлора развивается здесь в колоссальных количествах, главным образом состоит из *Diatomaceae, Protococcales, Volvocales*, местами *Cyanophyceae*. Донная микрофауна чрезвычайно богато представлена (см. список в работе *Neiswestnowa-Shadina*, 1935), количество ее возрастает к урезу реки и на самом урезе в полужидком илистом песке достигает максимума (около 1 400 экз. на 1 см³ грунта). Распределение донной фауны по закосьям неравномерно и очень разнообразно в связи с разнообразными физико-химическими условиями, составом и толщиной илового слоя.

6. Периодически заливаемая зона песков. Эта зона занимает песчаный пляж и покрывается водой только во время весеннего половодья и очень редко в период осеннего паводка. В весенний паводок здесь устанавливаются значительные скорости и сильные передвижения наносов так же, как в зоне влекомых песков, но фаунистически они существенно отличаются друг от друга. Псаммореофильный биоценоз проникает сюда только до 9-й вертикали (около 100 м от меженного уреза), далее совершенно отсутствует, вся зона почти безжизненна, изредка лишь встречаются личинки *Chironominae genuinae* № 12, 13 Lip.

В межень на обнаженных песках остаются лужи, в которых обитает население, сходное с населением закосий. На самом пляже, в ложбинах под крутым склоном песчаных дюн обитает оригинальный биоценоз, занесенный слоем сухого песка, так называемый «микропсаммон» (Д. Н. Засухин, Н. М. Кабанов и Е. С. Неизвестнова, 1927).

Данные по сезонной динамике гидрологических элементов главного створа сведены в схематическую биогидрологическую хронограмму (фиг. 4), на которой можно видеть сложные передвижения грунтов и биоценозов по створу и связь этих передвижений с колебаниями скоростей, уровня и поверхностных уклонов. Зона боковых выносов весь год остается у правого берега. В паводок весной и в начале сентября во время сильного ливня она несколько расширяется. Зона стабильного дна весь год свободна от наносов. Губки

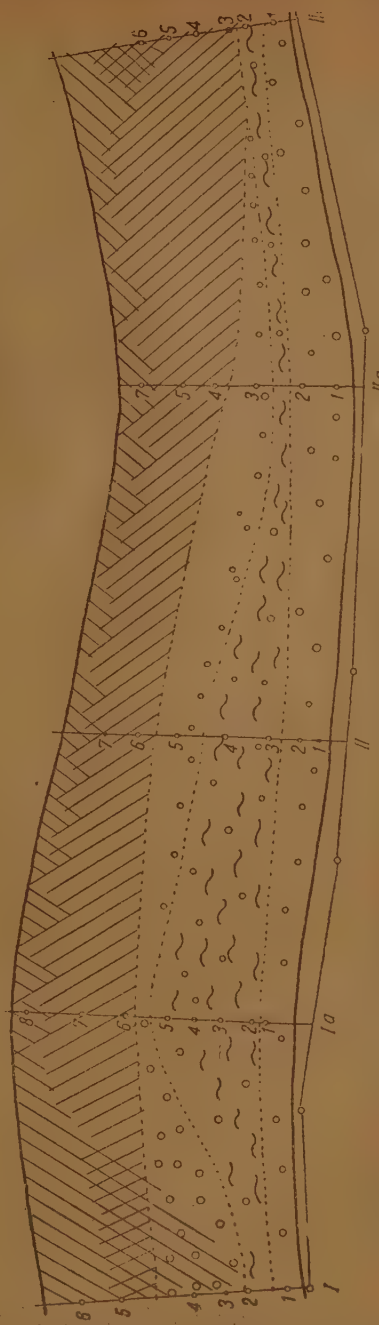
зимой сохраняются на мергеле в виде белых отмерших корочек, весной они оживают и к осени несколько расползаются по створу. Граница между мергелем и песком чрезвычайно колеблется в течение года. Зимой отмечается характерное для переката максимальное



Фиг. 4. Биогидрологическая хронограмма по главному створу за 1934 г. Обозначение грунтов по хронограмме дна главного створа (верхняя часть графика): *I* — щебенка мергеля, *II* — мергель, *III* — мешаный песок переходной зоны, *IV* — крупный песок, *V* — средний песок, *VI* — ил, *VII* — луговая почва поймы. Уклоны (*J*) обозначены в миллионных долях метра и усреднены по пятидневкам. Уровень (*H*) в абсолютных отметках. Скорость ($V_{ср}$) средняя по створу. Ширина реки (*B*) в м

и устойчивое обнажение мергеля и отодвигание наносов к левому берегу. Весной с первыми движениями уровня песок наступает на мергель вследствие резкого изменения направления внутренних донных течений; летом наблюдается постоянная смена смыва и намыва песка на мергель. Все эти явления связаны с колебаниями скоростей, в свою очередь зависящими от колебаний поверхностных уклонов, которые весьма резко выражены на нашем подпорном

участке. Зимой переходная зона почти не выражена, устойчивый гидрологический режим позволяет большому количеству литореофилов проникнуть до самого песка. Весной переходная зона сильно расширяется, и обеднение фауны, местами доходящее до нуля, захватывает как весь мешаный песок, так и часть крупного песка. Летом наблюдается постоянная смена и смешение биоценозов. Четыре раза в лето наблюдались глубокие размывы песка: 22 июня размытое дно 6-й вертикали было уже заселено литореофилами, 25 июля обнаженный мергель был безжизнен, 5 сентября размытый мергель был тоже лишен фауны, но 15 сентября он заселился литореофилами. Зона подвижного песка минимально выражена зимой, максимально — в весенний паводок. Псаммореофилы захватывают всю эту зону в течение всего года, за исключением периода весеннего половодья, когда песок переходной зоны остается совсем безжизненным, а затопленный пляж лишенным основных компонентов псаммореофильного биоценоза. Иловые отложения прослежены, начиная с 22 июня, когда в них было найдено уже вполне сложившееся пелореофильное сообщество.



Фиг. 5. Карта биоценозов дна Новинского участка в низкую межень (август 1934 г.). Обозначения те же, что на фиг. 4

Сезонная динамика гидрологических элементов по участку изучалась на сериях карт. Зимой наблюдаются минимальные скорости, чрезвычайно малое влечение наносов, не превышающее 1 мг на 1 пог. м в сек., и ясно и устойчиво выраженный тип одностороннего донного внутреннего течения, следствием чего является максимальная стабилизация мергеля и максимальное расселение литореофилов по руслу на всем участке. Весной картина дна резко отличается от зимней. Скорости течения максимальны, пески находятся в сильном движении на всем своем протяжении, но они уже не-

сколько отступили влево от полосы мергеля, так как съемка серии происходила на спаде паводка. На створе Ia остался островок песка, энергично размываемый течением. Подзона крупного песка занимает широкую полосу дна (шириной до 200 м), средний и среднемелкий песок приходится на залитый песчаный пляж. Переходная зона, занятая песком, через который прощупывается мергель, везде очень бедна фауной, почти безжизненна. Псаммореофилы занимают песчаный островок на створе Ia и песчаную полосу от переходной зоны до конца пляжа, причем везде на самом пляже псаммореофильный биоценоз представлен только личинками *Chironominae genuinae*.

Картина дна (фиг. 5) при низкой межени (в августе 1934 г.) обнаруживает дальнейшую перестройку гидрологических элементов русла, причем здесь резко выступает разница между перекатными и плесовыми створами. Скорости невелики, но выше зимних на 0.1 м/сек. Влечение наносов локализовано в довольно узкой полосе от II до III створа, причем полоса влечения суживается на II створе и отходит к середине реки. Переходная зона фаунистически хорошо выражена только на самом перекате. Подзона крупного песка с чистым псаммореофильным биоценозом составляет лишь $^1/_3$ ширины ее в паводок. Для летней межени характерно появление зарослей с фитореофильным биоценозом и сплошных иловых отложений с пелореофилами. На перекате илы сосредоточиваются в закосьях, на плесовых створах, следуя уменьшению скоростей, полоса заиления захватывает крупный песок и мергель, вызывая смешение и смену биоценозов. На песке (5-я вертикаль I створа) вместе с *Propappus* много личинок *Chironomus Reductus* и других пелореофилов. На мергеле вместе с литореофилами огромное количество тубифицид (1 200 экз. на 0.1 м^2). Только от 3-й вертикали I створа остается чистое литореофильное сообщество и узкая, почти исчезающая полоса губок. На створе Ia заиление мергеля фаунистически не сказалось еще так резко, и губки широко расползлись по створу, но держатся только по выпуклостям мергеля, а на впадинах под слоем ила имеют бледный и вялый вид.

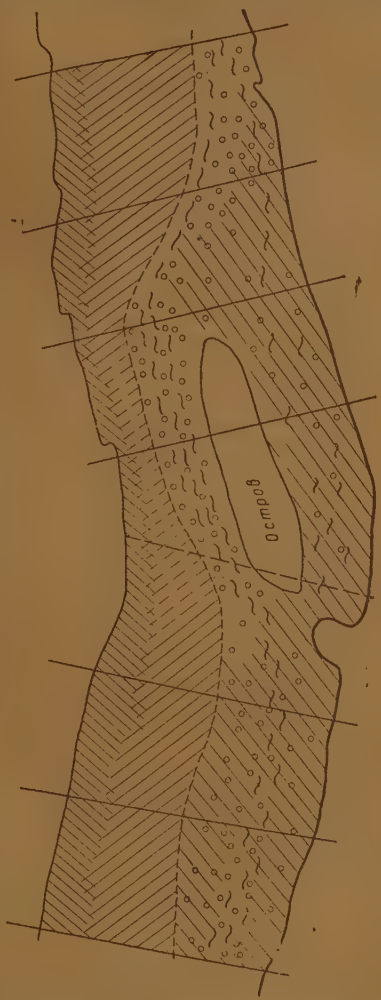
Дальнейшая смена биоценозов на плесах в межень изучалась на нижележащем участке плеса (длиной около 2 км), начинающемся на 300 м ниже нашего переката. Глубины растут, скорости падают ниже тех величин, которые мы наблюдаем на I створе Новинского участка. Ил вместе с обильной фауной пелореофилов накладывается сначала на крупный песок и вытесняет псаммореофилов, затем на мергель, уничтожая полосу губок, и, наконец, к концу участка захватывает всю ширину реки. Только у самого коренного берега сохраняются литореофилы, смешанные с пелореофилами.

На Оленинских перекатах наиболее интересную картину мы наблюдали на I и II перекатах (фиг. 6), где очень ясно можно было проследить влияние острова на донную фауну. Наибольшие скорости течения проходят с левой стороны острова, где обнажается плита известняка с характерным и обильным литореофильным населением — губки, *Viviparus*, *Hydropsyche*, которые развиваются здесь в колоссальных количествах; то же население продолжается в верхнюю и нижнюю часть участка, как показано на карте. Пески с левой стороны острова заселены только *Gammarus sarsii* и личинками *Chironomidae*; *Propappus* здесь отсутствует, хотя в песке выше и

ниже острова его очень много. Влияние острова можно проследить по массовому развитию тубифицид, следующих за заилением, которое вызывается подпором острова. Выше и ниже острова тубифициды накладываются на литореофилов, занимая все впадины мергеля. Между островом и правым берегом заиление прошло настолько далеко, что местами вытеснило всех литореофилов, вызвав колоссальное развитие тубифицид. Губки еще есть, но они держатся здесь благодаря шероховатому рельефу и совершенно потеряли свой реофильный характер — вытянулись в длинные пальцевидные отростки, характерные для стоячих вод. Здесь наблюдалось массовое отмирание *Viviparus viviparus*, происшедшее, очевидно, недавно, так как осталось еще много полуживых особей и раковин с загнивающим телом моллюска.

III Оленинский перекат имеет только на середине твердое дно с остатками литореофилов; русло к левому и правому берегам заполнено песчаными наносами с обильным и характерным псаммореофильным биоценозом.

IV перекат весь заполнен песками с псаммореофилами. Здесь у берегов благодаря заилению наблюдается обильное пелореофильное население. На предыдущих перекатах пелореофилы сосредоточивались в закосьях.

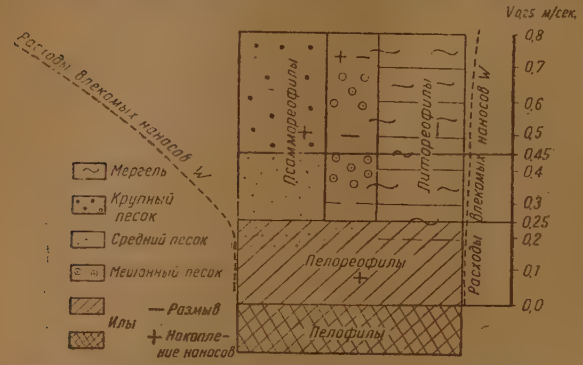


Фиг. 6. Карта биоценозов дна I и II Оленинских перекатов. Штриховка на мергеле обозначает массовое развитие тубифицид.

Таким образом из вышеизложенного видно, что перекаты разных типов и плесы имеют характерную для каждого типа участка картину распределения биоценозов и своеобразный ход сезонной динамики биоценозов в связи с гидрологическими особенностями каждого участка. При полном изучении биоценозов реки необходимо, следовательно, сделать предварительное расчленение русла на характерные участки и поставить сезонные наблюдения на каждом из них. При наиболее элементарных исследованиях желательно все же иметь два участка — плесовый и хотя бы один перекат с односторонним типом внутренних течений, так как на нем наиболее ясно и просто можно разобраться в динамике донных биоценозов.

Чрезвычайно резко и ясно в реке идет сезонная смена биоценозов, причем здесь необходимо подчеркнуть интересный факт, что при заилении какого-либо биотопа вначале фауна, благодаря притоку питательных веществ, увеличивается в количестве, затем при дальнейшем заилении происходит резкое падение количества форм, вымирание и полная замена их иловыми комплексами организмов. Аналогичные же факты были отмечены в свое время В. И. Жадиным при изучении генезиса фаун поемных водоемов (Shadin, 1932).

Установленные нами связи между биоценозами и средой изображены схематично на фиг. 7. В левой верхней стороне фигуры изображены наносные грунты, справа коренные (мергель). Твердые грунты, с ничтожными цифрами расходов донных наносов и полным отсутствием аккумуляции наносов (размыв), населены литореофилами. Аллювиальные наносы в границах скоростей от 0.45 до 0.80 м/сек, сложенные (верхний «действующий» слой) из крупнозернистого песка, имеют высокие цифры расходов донных наносов и населены характерным псаммореофильным биоценозом подзоны крупного песка. В границах скоростей от 0.25 до 0.45 м/сек подзона крупного песка сменяется подзоной среднего песка, влечение наносов уменьшается; население получает тоже свои характерные изменения. Начиная с 0.25 м/сек как на мергеле, так и на песке выпадает ил, слабое влечение наносов еще может продолжаться, но псаммореофилы и литореофилы постепенно вытесняются пелореофилами. При полном отсутствии течения и при дальнейшем накоплении ила, связанного с резким изменением газового придонного режима, пелореофилы сменяются пелофилами. В середине диаграммы изображена «переходная зона», где происходит постоянная смена процессов намывов и размывов (+ —). Здесь при тех же скоростях встречается смешанная, постоянно сменяющаяся, сильно обедненная фауна, временами дно совершенно безжизненно.



Фиг. 7. Схема распределения грунтов и биоценозов по руслу реки в связи с распределением скоростей и влекомых наносов. Кривая расходов влекомых наносов (пунктир) с правой стороны графика относится к твердым грунтам, с левой стороны — к аллювиальному песку. Полоса в середине графика со знаками + — относится к переходной зоне с постоянно сменяющимися процессами размыва и накопления наносов. Фауна бедная, смешанная, иногда совсем отсутствует

Ясная связь бионтов с гидрологическими факторами дала возможность установить роль организмов как биоиндикаторов различных русловых процессов. Так, присутствие на дне большого количества обрастающих грунт плоских корочек губок указывает на стабильность дна и на отсутствие отложения наносов во все сезоны года. Массовое развитие *Propappus* и псаммореофилов в толще

песка указывает, наоборот, на высокие цифры влечения наносов и на известную давность образования наносов. Нахождение в песке личинок *Chironominae gen.* № 11, 12, 13, при отсутствии *Propappus*, указывает на недавнее происхождение песчаного намыва или на затопление песка водою. Смесь псаммореофилов с литореофилами указывает на недавний намыв песка и на существовавшее здесь раньше довольно продолжительное время твердое дно. Безжизненное твердое дно, при отсутствии других причин уничтожения фауны, указывает на происшедший здесь недавний смыв наносов. Самое присутствие на дне сильно обедненной или безжизненной «переходной зоны» указывает на происходящие здесь постоянно меняющиеся процессы намыва и размыва. Личинки *Chironomus Reductus* можно рассматривать как показатель заиления при хорошей аэрации. Массовое развитие *Limnodrilus newaensis* — как показатель заиления на твердых и полутвердых грунтах. Пользование методом биоиндикаторов может оказать весьма существенные услуги исследователю при изучении русловых процессов дна.

Роль донных биоценозов как активных агентов деформации русла выражается: 1) в разрушении пород, 2) в стабилизации пород, 3) в создании грунта путем участия в процессах илообразования.

Деятельность компонентов аргилореофильного биоценоза (роющие личинки) производит огромное разрушение в пластичных глинах — факты, неоднократно отмечаемые авторами. На нашем участке разрушающая деятельность организмов выражена слабо вследствие твердости пород, слагающих дно, но все же можно отметить, что личинки *Hydropsyche*, проделывая углубления на поверхности плит мергеля, способствуют его разрушению.

Ярче выражена на нашем участке стабилизирующая способность донных организмов: сплошной покров губок, толстый ковер иловых домиков *Corophium* изолирует поверхность мергеля, предохраняя ее от разрушающего действия воды. Инж. Лелявский уподобляет нисходящие струи течения плугу, «прорезывающему на дне продольную борозду и отворачивающему в сторону взрываемый грунт» (цитировано по Лосиевскому, 1934). В нашем случае этот «плуг» течения сталкивается с живым панцырем, покрывающим мергель, и уже не может оказать здесь своего могучего размывающего действия.

Илообразующая способность речных биоценозов выражается не менее сильно, чем у биоценозов стоячих вод, но в реке она затушевывается наличием течения — постоянного транспортера всех жизненных отбросов речных биоценозов. Один экземпляр *Viviparus viviparus*, по наблюдениям С. М. Ляхова, выбрасывает за сутки 1.6 мг экскрементов (сухой вес); при наличии на Новинском участке около 44.9 млн. экз. *Viviparus* в сутки от одних только *Viviparus* образуется около 71.8 кг детрита (сухой вес). Тяжелые бочонкообразные экскременты *Viviparus* влекутся по дну, более легкие цилиндрические экскременты ракообразных и личинок насекомых, шкурки, пустые коконы, трупы несутся в толще воды. Количество органического детрита в воде в межень чрезвычайно велико и составляет около 70—80% всех взвешенных наносов. При разборе планктических проб, в особенности осенних, нельзя не заметить массового присутствия оформленных в цилиндры экскрементов [см., например, микрофотографию на стр. 52 (рис. 14) в работе Павлиновой, 1930].

Унос экскрементов течениями и постоянная очистка от отбросов мест обитания реофильных биоценозов является чрезвычайно важным экологическим фактором, поддерживающим жизнь биоценозов. Как только изменяются скоростные условия (гашение скоростей при сильной шероховатости дна, падение скоростей на плесах, при подпоре плотиной или вследствие влияния островов и т. п.), немедленно создаются очаги скопления ила и быстрая смена биоценозов. Ил скопляется не только путем сноса его с вышележащих участков реки и выпадения его из возвышенных и влекомых наносов, но и путем жизнедеятельности самого биоценоза, отбросы которого остаются на месте и в конце концов ведут к его уничтожению. Появившиеся пелореофилы продолжают ту же работу накопления ила.

При расчете заиления водохранилищ гидрологами почему-то не принималась в расчет эта илообразующая способность организмов. Например, Поляков (1933) пользуется для расчета заиливания водохранилищ известной формулой Глушкова для вычисления средней годозой мутности ($\Delta = I.\ \alpha$), равной среднему уклону, помноженному на коэфициент характера почв и пород водосбора, вычисляемый для отдельных районов. Эта формула, верная для потоков, бедных донной фауной, предусматривает только аллохтонное происхождение факторов мутности.

Для наших больших равнинных рек, исключительно богатых бентосом, поправка к этой формуле на органогенное — автохтонное происхождение ила, мне кажется, совершенно необходима.

По Новинскому участку С. М. Ляховым был сделан подробный учет биомассы по группам организмов и по биоценозам за весь период исследования. Приведем здесь несколько цифр, характеризующих биомассу дна перекатного участка. Литореофилы составляют в паводок 94.08%, а в межень 87.35% всей биомассы, пелореофильный биоценоз составляет в межень 11.35%, псаммореофилы 0.74%, фитореофилы 0.42%, смешанное население переходной зоны 0.14%. На 1 м² (в среднем) литореофилы дают в межень 140.23 г, пелореофилы заиленного мергеля 65.87 г, пелореофилы закосья 35.62 г, фитореофилы 61.35 г, псаммореофилы только 1.78 г [1].

На всем Новинском участке (1 км длины и 800 м ширины в паводок, 400 м в межень) бентомасса (без крупных моллюсков) составляла в паводок 19.9 т, в межень 61.2 т. Биомасса крупных моллюсков (без раковин) подсчитана особо — *Viviparus* 44.9 т, *Dreissena* 3.2 т, *Unionidae* 5.1 т.

По наблюдениям за сезонной динамикой донной биомассы оказалось, что после зимнего минимума идет постепенное увеличение биомассы до августа, а затем снова начинается спад.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Бенинг А. Л., Придонная жизнь Волги, Моногр. Волж. биол. станции, № 1, 1924.
[2] Жадин В. И., Unionidae СССР. Фауна СССР (печатается), 1937.
[3] Засухин Д. Н., Кабанов Н. М. и Неизвестнова Е. С., О микроскопическом населении намывных песков русла р. Оки, Русск. гидробиол. журн., т. VI, 1927.
[4] Lastochkin D. A., Two New River Aeolosomatidae (Oligochaeta limicola), Annals and Magazine of Natural History, Ser. 10, v. XV, 1935.

[1] Из этих цифр исключена биомасса крупных моллюсков (*Viviparus, Dreissena* и *Unionidae*) и все раковины остальных моллюсков.

[5] Ласточкин Д. А., Качественное изменение донной фауны р. Волги в районе заливания Ярославской плотины, Труды Ивановского с.-х. ин-та, вып. 1, 1935 а.
[6] Лосиевский А. И., Лабораторные исследования процессов образования перекатов, Труды ЦНИВТ, вып. 85, 1934.
[7] Неизвестнова Е. С., Новинская комплексная гидрологическая станция, ее организация и программа в первый год работы, Ежем. Горьк. краев. упр., ЕГМС № 10/34, 1933.
[8] Neiswestnowa-Shadina E., Zur Kenntniss der rheophilen Mikrobenthos, Arch. f. Hydrol., Bd. XXVIII, 1935.
[9] Павлинова Р. М., Биологическое обследование р. Волги в районе от г. Городца до Собчинского затона в 1936—1937 гг. Мат. по очистке сточных вод бумажной промышленности, № 11, Труды Ин-та сооружений, вып. 11, 1938.
[10] Поляков Б. В., Определение величины стока наносов в целях установления срока заиления водохранилища, Записки ГГИ, т. X, 1933.
[11] Порошин Ю. В., Режим подземных вод района Новинской комплексной гидрологической станции, Ежем. Горьк. краев. упр., ЕГМС № 10, 1934.
[12] Remane A., Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht, Wiss. Meereunt. N. F., Bd. 21, Heft 2, Kiel, 1933.
[13] Shadin W. I., Zur Kenntniss der Genesis der Gewässer der Ueberschwemmungsgebiete, Arch. f. Hydrob., XXIV, 1932.
[14] Shelford V. E., An experimental study of the behaviour agreement among the animals of an animal community, Biol. Bull. V, XXVI, № 5, 1914.

E. S. NEISWESTNOWA-SHADINA. VERTEILUNG UND SAISONDYNAMIK DER BIOZÖNOSEN DES FLUSSBETTES UND IHRE STUDIUMMETHODEN[1]

ZUSAMMENFASSUNG

Dieser Vortrag stellt eine kurze Zusammenfassung von zwei noch nicht veröffentlichten Arbeiten über Flussbodenfauna der unteren Oka dar, die beim Dorfe Nowinsky (Untersuchungen der Oka-biologischen Station) in Jahren 1933—1934 und an den Stromschnellen Oleninsky im Jahre 1935 durchgeführt wurden. Diese Untersu chungen sind von dem Verfasser selbst ausgeführt unter der Mitwirkung der Kollektiven der Arbeiter der obengenannten Anstalten. Die Aufgabe dieser Arbeiten war die Feststellung des Kausalnexus zwischen dem Organismus, den Biozönosen und dem Millieu zwecks Erhalten des Materials für die Prognose des Einflusses der hydrotechnischen Einrichtungen auf die Fauna des Flusses, Berechnung der Biomasse des Flussbodens und Aufklärung der Rolle der Organismen im Deformationsprozesse des Flussbettes.

Zu diesem Zwecke wurden folgende Grundsätze der Arbeit von dem Verfasser aufgestellt: 1) Gleichzeitigkeit der Arbeiten des Hydrobiologen und des Hydrologen mit einer genauer topographischen Orientierung, 2) das ganze Jahr hindurchdauernde Untersuchung auf charakteristischen Strecken des Flusses, 3) nach Möglichkeit vollständiges und genaues Aufzählen der Faktoren des Milieus und mannigfaltige Methodik des Sammelns des Benthos entsprechend dem Charakter des Grundes, Grösse der sammelnden Organismen und deren Ökologie, 4) graphische Gestaltung der Ergebnisse der Untersuchung gleich nach der Beendigung jeder Arbeitsetappe: biohydrologische Graphiken nach der Visierlinie (Abb. 1) und eine Serie der Verteilungskarten verschiedener hydrologischer Faktoren, Biozönosen und Biomasse.

[1] Vorgetragen an der Konferenz über zoologische Probleme bei der biologischen Gruppe der Akademie der Wissenschaften der UdSSR XII 1936.

Auf diese Weise sammelte der Verfasser während drei Forschungsjahre ein erhebliches faunistisches Material, das durch die Spezialisten bezeichnet wurde, und eine grosse Menge von hydrologischen Angaben, die bestimmte Schlussfolgerungen zu machen gestatteten.

Die Strecke der Hauptserie der Arbeiten (Abb. 2) stellt eine schwach ausgebildete Stromschnelle mit den kleinsten Tiefen während des Niederwassers ca. 3.0 m. dar. An der Strecke sind zwei Ufermagistralen und 5 hydrometrische Visierlinien angelegt, auf welchen Punkte der Saisonarbeiten (Geschwindigkeitsvertikale) entworfen sind. Dieses ganze topographische Netz ist durch beständige Zeichenmaste und Pegel befestigt. Mittlere Geschwindigkeiten der Strömung an den kleinen Flügeln der Sandbänke während des Niederwassers übertreffen nicht 0.8 m/sek., auf Plössen sinken sie bis 0.3 m/sek. Während der Frühlingsüberschwemmung im Jahre 1934 waren die Geschwindigkeiten nicht höher als 1.41 m/sek. Die Gründe bei den rechten hohen Stammufer sind aus den Mergeln gebildet, am linken Ufer sind auf Mergeln Allüvialsande abgelagert, ein Teil deren während des Niederwassers in der Form eines breiten sandigen Strandes herauskommt. Auf der Strecke herrscht sogenannter dritter Typus der innerlichen Zirkulationsströmungen (Losiewsky, 1934), d. i. Flussbodenströmungen wenden sich in der Richtung von dem rechten steilen Ufer zu dem linken, abschüssigen; am linken Ufer steigen die Strömungen nach oben und gehen zu dem rechten Ufer zurück, wo sie aufs neue auf den Flussboden sinken. Im Gebiete der herabsteigenden Strömungen ergibt sich ein Ausspülen des Flussbodens und im Gebiete der steigenden Strömungen am linken Ufer — ein Anspülen der Sandablagerungen. Aber bei der Steigerung der Geschwindigkeiten verändert sich die Richtung der Flussbodengeschwindigkeiten, und der Sand wird näher zu dem Stammufer auf Mergel weggeschwemmt. Diese Erscheinung wird am deutlichsten während des Frühjahrshochwasser beobachtet. Diese Eigentümlichkeiten des Mechanismus der inneren Strömungen stellen einen der Hauptfaktoren der Verteilung und Saisonversetzungen der Flussbodenfauna auf dem Flussbett dar.

Der Verfasser hat eine Klassifizierung der Flussbodenbiozönose nach deren Beziehung zum Charakter des Grundes und Geschwindigkeit der Strömung vorgeschlagen.

1. Lithoreophile Biozönose, die auf harten Grunden bei verschiedenen Geschwindigkeiten der Strömung sich aufhalten. Lithoreobionten werden durch die Anwesenheit der stark entwickelten Organe der Verfestigung gekennzeichnet, durch die flache Form des Körpers, die Anwesenheit des positiven Reotaksis und Tigmotaksis, Oxiphilie und das Vorherrschen der sitzenden und halbsitzenden Lebensweise, Art der Ernährung mit der Transitnährung und eine grosse Empfindlichkeit zu ihrem Verschlämmen und Überschütten mit Sand. Am unteren Oka begegneten wir lithoreophile Biozönose des Mergels an den Strömungen der mittleren Geschwindigkeit. Die Grundbestandteile sind folgende: Larven *Hydropsyche ornatula, Corophium curvispinum, Spongia, Viviparus viviparus,* Larven *Heptageniidae* u. a.

2. Argiloreophile Biozönosen, die in plastischen Lehmen sich aufhalten (hauptsächlich die wühlenden Larven *Ephemeridae*). An der Nowinsky Strecke sind diese Biozönose nicht beobachtet, aber ihre einzelnen Komponente — Larven *Polymitarcys* leben auf dem Mergel.

3. Phitoreophile Biozönosen, die in Gestrüppen der Wasserpflanzen an der Strömung sich aufhalten.

4. Psammoreophile Biozönosen, die in dem sich bewegenden Sande leben. Die Makrofauna besitzt eine Fähigkeit sich schnell in den Sand zu vergraben (*Gammarus sarsii*, Larven *Chironominae genuinae*). Mikrofauna (*Propappus volki, Potamodrilus stephensoni, Aeolosoma neiswestnov* u. a. sieh Neiswestnowa-Shadina, 1935) lebt in der grössten Dicke des Sandes, in den Lücken zwischen den Sandkörnchen (Lückensystem des Sandes) und zeichnet sich aus durch kleine Dimensionen, Anwesenheit der starken Organe der Verfestigung (kleberige Zellen), Fähigkeit zu raschen Bewegungen, Oxiphilität und Empfindlichkeit zu Verschlämmungen.

5. Peloreophile Biozönose — Bewohner der dünnen und unbeständigen Schicht der Flusschlammes. In der unteren Oka sind untersucht: peloreophile Biozönosen des sandigen Strandes kennzeichnende Züge: starke Entwicklung der Larven *Chironomidae* hauptsächlich der Larven *Chironomus Reductus*, kolossale Entwicklung der Mikrofauna und Flussgrundalgens); Biozönosen der sandig-schlammerigen Mitte des Flusses (Unterschied von den vorhergenannten — Abwesenheit des Flussbodenalgens und mit ihnen, als mit der Nahrung, im Zusammenhang stehenden Flussbodenorganismen), Biozönose des verschlämmten Mergels (kennzeichnender Zug — kolossale Entwicklung *Limnodrilus* und untergeordnete Rolle der Larven *Chironomidae*).

6. Psammophile Biozönose — Bewohner des unbeweglichen Sandes.

7. Pelophile Biozönose — Bewohner der schwarzen Schlämme, der langen flachen Bucht des Flusses (Satony) und Hafen bei Abwesenheit der Strömung.

Auf der Abb. 3 ist ein Graphik des Sekundenverbrauches (in Logarithmen) des Makrobenthos an der II-ten (hauptsächlichen) Visierlinie der Station Nowinky (Punktier) im Zusammenhang mit dem Wasserniveau (eine ununterbrochene Linie) in Jahren 1933 und 1934 dargestellt. Die Anzahl der ausgewaschenen Organismen (Larven: *Hydropsyche*, Larv. *Simulitidae, Corophium, Gammaridae*, Larv. *Chironomidae, Oligochaeta*) ist gross: während des Frühjahrhochwassers an der ganzen Strömung des Flusses werden jede Sekunde hunderttausende der Organismen vorbeigejagt. Unter ihnen die Peloreophile und Phitoreophile sind vorwiegend, dann kommen die Lithoreophile. Psammoreophile der Dicke des Sandes werden fast gar nicht durch die Strömung ausgewaschen. Im Zusammenhang mit diesem wird ein äusserst schnelles Ansiedeln der Peloreophile und Phitoreophile beobachtet, ein langsameres und allmähliches Ansiedeln der Lithoreophile und ein ziemlich langsames Durchdringen der Psammoreophile in die Dicke der Anspülungen des Sandes und in die mit Frühlingshochwasser überschwemmten Strände. Bei der Ansiedelung der Fauna einen Vorzug haben die Larven der Insekten, die beflügelten i m a g i n e s bezitzen (Beobachtungen über *Hydropsyche*).

Es sind folgende «Regimezonen» an der Nowinsky Strecke festgestellt.

I. Zone der Seitenhinaustragungen (1 und manchmal 2. Vertikale. Sieh Abb. 1 u. 2) ist durch einen Grund gekennzeichnet, der mit dem Schütte des Mergels mit einer Beimischung von Sand und Schlamm bedeckt ist. Sporadischer Trieb der Grundanschwemmungen. Die Flüssgrundbesiedelung stellt eine Mosaik der Lithoreophile mit der Peloreo-

phile dar und den einzelnen Vertreter der Psammophile. Durchschnittszahl der Organismen: 507 Exemplare auf 0.1 m².

II. Zone des stabilen Flussbodens (3. und manchmal 4. Vertikale) mit einer dichten und ebenen Oberfläche des Mergels. Die Ansammlungen der Anschwemmungen sind abwesend. Die Geschwindigkeiten der Strömung sind an der Visierlinie maximal. Der Trieb der Flussbodenanschwemmungen ist minimal, fast gar nicht beobachtet. Bewohner — gut ausgesprochene, lithoreophile Biozönose, die eine kolossale quantitative Entwicklung erreicht (*Corophium curvispinum* 16800 Exemplare auf 0.1 m², Larven *Hydropsyche* bis 1848 Exemp., *Viviparus viviparus* bis 163 Exemp. auf 0.1 m²). Durchschnittszahl der Organismen (ohne *Unionidae* u. *Spongia*) 3853 auf 0.1 m². Am meisten sind mit dieser Zone des stabilen Flussbodens Schwämme verbunden, die ausser dieser Zone nicht beobachtet werden.

Die Unterzone des Gestrüppes der Wasserpflanzen erreicht die Grenzen der Zone der Seitenhinaustragungen. Die Gestrüppe bestehen meistenteils aus *Butomus* u. *Potamogeton* und sind von der Fauna der Lithoreophile und Phitoreophile bewohnt, an den Wurzeln sind *Peloreophile* beobachtet. Gesamtzahl der Organismen 1147—1503 auf 0.1 m².

III. Übergangszone (an der Grenze des Mergels und der Sande) ist durch ein äusserst schwankendes Regime, dank des Wechsels der Richtungen der Flussbodenströmungen, gekennzeichnet. Der Verbrauch der Flussbodenanschwemmungen schwankt zwischen den Zenteln der Milligramme bis 852 mg/sek auf Längenmeter. Der Mergel wird bald mit dem Sande bedeckt, bald wieder ausgewaschen. Im Zusammenhang mit dieser Erscheinung ist die Fauna äusserst arm, fast ganz abwesend und der biozönotischer Bestand ist schwankend.

IV. Zone der sich bewegenden Sande.

Die Unterzone des grobkörnigen Sandes (die überwiegende Fraktion des Kornes 0.5—1 mm) ist durch die maximalen Grössen des Triebes der Flussgrundanschwemmungen (bis auf 1470 mg/sek auf Längenmeter während des Niederwassers) gekennzeichnet. Flussbodenmikroflora ist nicht beobachtet. Fauna ist durch die typische psammoreophile Biozönose vorgestellt. Kennzeichnend ist die reichliche Entwicklung der *Propappus volki*, die eine Höhe von 16690 Exemp. auf 0.1 m² erreicht.

Unterzone des mittelkörnigen Sandes (überwiegende Fraktion des Sandkornes 0.25—0.5 mm) ist durch geringere Geschwindigkeiten gekennzeichnet, geringere Grössen des Verbrauches der Flussbodenanschwemmungen im Vergleich mit der Unterzone des grobkörnigen Sandes. Die Anzahl der *Propappus* vermindert sich, die Menge der *Gammarus sarsii* wächst an. Während des Niederwassers wird hier Flussbodenmikroflora beobachtet.

V. Zone des sandigen Küstenstriches. Hier, hinter den steilen Abhängen der sandigen Dünen, bei der Abwesenheit der anhaltenden Strömung wird der Schlamm angesammelt, in welchem eine reichliche peloreophile Bevölkerung entwickelt wird. Die Larven *Chironomidae*, die eine quantitative Entwicklung bis 4976 Exemp. auf 0.1 m² erreichen, sind überwiegend. Der Mikrobenthos ist äusserst mannigfaltig und reich.

VI. Periodisch überschwemmte Zone der Sande. Während des Frühjahrhochwassers durchdringen auf den sandigen Strand die einzelnen Vertreter der Psammoreophile (Larven *Chironominae genuinae* № 11, 12, 13 Lip.). Während des Niederwassers unter der trockenen Schicht des Sandes auf dem Strande wird Mikropsammon entwickelt.

Saisondynamik der Biozönose im Zusammenhang mit anderen hydrologischen Elementen ist an der Abb. 4 dargestellt. Im Winter bei einem ständigen hydrologischen Regime wird die grösste Entblössung des Mergels und das grösste Durchdringen der Lithoreophile zu dem linken Ufer beobachtet. Im Frühling beginnt das Heranrücken des Sandes auf den Mergel und das Entstehen einer breiten «Übergangszone», die fast gänzlich faunenlos ist. Die Unterzone des grobkörnigen Sandes dehnt sich stark aus. Im Sommer werden ständige Wegspülungen und Anspülungen des Sandes der Übergangszone beobachtet, Erscheinen des Schlammes mit der peloreophilen Biozönose in den sandigen Landzungen (Sakosje) und Entstehen des Unterzone-Gestrüppes mit den Phitoreophilen.

Die Saisondynamik der hydrologischen Elemente an der Strecke wurde mittels einer Serie der Karten durchstudiert. Im Winter werden minimale Geschwindigkeiten, minimales Wegführen der Anschwemmungen, maximale Entblössung des Mergels an der ganzen Strecke und maximales Vorrücken der Lithoreophilen zu dem linken Ufer beobachtet. Im Frühling beobachten wir maximale Geschwindigkeiten, maximale Verschiebungen des Sandes, die fast die ganze Zone der Sande umschlingen, und Entstehen der Übergangszone. Im Sommer und während des Niederwassers (Abb. 5) die Stromschnellen-Visierlinien unterscheiden sich stark von denen der Plössen. Das Treiben des Sandes in der Form eines schmalen Streifens wird auf den Stromschnellen der Strecke lokalisiert. Die Ablagerungen des Schlammes mit den Peloreophilen auf den Stromschnellen wird in den schmalen sandigen Landzungen lokalisiert, an den Plössenvisierlinien (I und teilweise III), wegen des schnellen Sinkens der Geschwindigkeiten, der Schlamm wird in der Form einer dichten Decke bis zum Mergel angelagert und die Peloreophile werden mit den Psammophilen und Lithoreophilen vermischt.

Weitere Verbreitung der Schlammablagerungen wird an der unteren Strecke des Plösses beobachtet. Bei der Zunahme der Tiefen und bei dem noch grösseren Sinken der Geschwindigkeiten füllen die Anschlämmungen das ganze Flussbett aus, verdrängen gänzlich die Psammoreophile und Schwämme, und drängen die übrigen Lithoreophile in einen engen Streifen dicht an dem Stammufer.

An der Karte der Oleninsky Sandbank (Abb. 6) kann man deutlich der Einfluss des Insels auf die Verteilung der Flussbodenbiozönose nachspüren und der Mergel an der rechten Seite des Flussbettes ist ganz mit dem Schlamm beworfen, der mit einer kolossalen Menge *Limnodrilus* bewohnt ist. Die Schwämme zwischen der Insel und dem rechten Ufer verlieren ihren reophilen Charakter und verzweigen sich stark. In der Abb. 7 ist der Zusammenhang zwischen den Geschwindigkeiten der Strömung, dem Treiben der Flussbodenanschwemmungen und der Verteilung der Gründe und Biozönosen schematisch dargestellt.

Der deutliche Zusammenhang der Bionten mit den hydrologischen Faktoren gab uns die Möglichkeit die Rolle der Organismen, als Bioindikatoren der verschiedenen Prozesse des Flussbettes, festzustellen. So zum Beispiel die Anwesenheit der flachen Krüstchen der Schwämme auf dem Grunde ist massgebend für die Stabilität des Flussbodens und Abwesenheit der Anschwemmungen während aller Jahreszeiten. Das Vorfinden der Larven *Chironominae* gen. № 11, 12, 13 Lip. bei der Abwesenheit der *Propappus* weist auf eine neuliche Herkunft der Sandanschwemmungen. Der leblose harte Flussboden weist auf ein neuliches Herabwaschen der Anschwemmungen. Die Anwesenheit auf

dem Flussboden einer Zone mit einer stark verärmten gemischten Bevölkerung weist auf schnell einander abwechselnde Prozesse der An- und Abschwemmung.

Die Rolle der Flussbodenorganismen, als aktiven Agenten der Deformation des Flussbodens, ist folgendermassen ausgedrückt: 1) in der Zerstörung des Grundes, 2) in der Stabilisierung des Grundes, 3) in der Teilnahme in Prozessen der Schlammbildung.

Der lebendige Panzer der Organismen, der den Grund der Zone des stabilen Flussbodens bedeckt, verhindert die Auswaschung des Mergels durch die Fluten der herabkommenden Strömungen.

Die schlammbildende Fähigkeit der Flussbiozönosen ist sehr gross. Nach den oberflächlichen Berechnungen werfen *Viviparus* an der Nowinsky Strecke 71.8 Kilo täglich (trockenes Gewicht) Detrit hinaus. Aber die Strömung spült alle Lebensabfälle der Biozönose fort und schleppt sie nach unten, wo in Stellen der Abnahme der Geschwindigkeiten sie auf den Flussboden sinken und Anhäufungen des Schlammes bilden, die fast sofort von den Peloreophilen besiedelt werden, welche die Ansammlungen des Schlammes fortsetzen.

Auf der Nowinsky Strecke ist eine ausführliche Berechnung der Biomasse des Flussbodens gemacht.

ПРЕНИЯ ПО ДОКЛАДУ Е. С. НЕИЗВЕСТНОВОЙ-ЖАДИНОЙ

С места. Я хотел спросить относительно *Hydropsyche*. Что, это определение точно? Затем вы описываете, что они двигаются, а потом наступает момент окукления, когда они делаются коконами. Учтено ли это вами?

Неизвестнова. Определение точно. Они живут, питаются и окукливаются на твердом дне. Imagines *Hydropsyche* откладывают всюду свои яички, а как только выводится молодь, она перебирается на твердое дно.

С места. А форма губки какая?

Неизвестнова. Плоская речная; при отсутствии течения разветвляются.

Пирожников. Каменистый грунт у вас представлен только мергелем. Какая физическая структура: мергель с порами или это совершенно гладкая поверхность?

Неизвестнова. На середине это совершенно гладкая плита, но покрытая живой коркой донных организмов. У берега мергель разбит в щебенку.

Пирожников. Считаете ли вы, что личинки *Hydropsyche* могут перебираться на другой грунт, а не сносятся ли они в этой ранней стадии вместе с песком?

Неизвестнова. Я считаю, что они активно перебираются.

Пирожников. На Енисее наблюдается унос.

Пузанов. Как распределены моллюски, скажем, *Viviparus*?

Неизвестнова. Мелких моллюсков мы учитывали вместе с остальной фауной, а крупных отдельно. Вся масса *Viviparus* сосредоточивается на мергеле. *Viviparus* на Новинском участке около 44.9 т.

Пузанов. Где они больше всего держатся?

Неизвестнова. Дрейссены везде. Они приурочены к любому

грунту, на раковинах, на корягах, а *Unionidae* собраны главным образом в зоне щебенки и в закосьях.

Чугунов. Меня интересует вопрос: при изучении таким дробным, исключительно ценным методом явлений микрорежима при надвигании иловых выделений на обычные речные биоценозы, какова сумма изменений общей продукции биоценозов? Этот вопрос имеет исключительно важное значение в связи с имеющимся и проектирующимся у нас большим гидростроительством. Неизбежное заиление чисто речных биоценозов нам необходимо учесть.

Неизвестнова. Все это у меня сделано, но за отсутствием времени я не могла обо всем говорить.

Белинг. Во-первых, меня заинтересовали ваши цифры. К какому времени эти цифры приурочены? Даете ли вы средние годовые из ваших сезонных наблюдений, или это приурочено к определенному времени, скажем, к августу и т. д.? Максимальные ли это или средние цифры?

Второй вопрос: как вы оперировали с количественным учетом, например, илистого грунта и на плитняках? Что вы делали? Меня интересует методика.

Губки, зарисованные у вас сплошной краской, действительно ли они сплошь покрывают эту полосу или только пятнами? Нам приходится тоже сталкиваться с такими участками.

Неизвестнова. Биомассу мы наблюдали в течение года. Я давала в докладе максимальные цифры. У меня эта работа написана, и там все цифры выписаны в таблицах.

Второй вопрос — насчет методики учета. Я сказала, что нам пришлось на мергеле работать щупом Аполлова. У нас не было пневматического дночерпателя, мы его получили только в конце работ, но фауна настолько обильна, что пробу из пяти щупов мы разбирали целый день, так что мы считаем, что щуп дает в общем правильную картину для мелких и средних форм. На илистых грунтах работали дночерпателем Петерсена. Губки расположены пятнами.

Березовский. Я хотел сделать несколько замечаний в связи с гидрологическими работами, которые здесь так удачно использованы и для биологических работ.

Нужно сказать, что мы, гидробиологи-хозяйственники, давно пользуемся не только гидрометрией, но и всей суммой материалов, которые получаются в результате инженерной гидрологии, потому что инженеры-гидрологи больше всего занимаются реками, и было бы нецелесообразно не использовать этого большого и ценнейшего материала. Что касается метода, то я должен сказать, что с позиции хозяйственной метод описательной характеристики изменений речного потока и происходящих в связи с ним биологических изменений нас сейчас уже не удовлетворяет. Потребности у нас гораздо больше, и вот в этом отношении у меня будет слово.

Нам нужна экспериментальная работа по созданию искусственных биотопов и, в связи с этим, изменению биоценозов. Я должен сослаться на опыт Америки, где широко применяются искусственные биотопы. В Америке существует детальная инструкция, которая дает самые подробные технические и практические указания, как создавать эти биотопы. Эта американская работа идет эмпирически. В этом отношении нам надо, используя эту практическую часть,

положить ее на какую-то теоретическую базу. И вот здесь будет обращение к гидробиологам и в первую очередь к Академии Наук, чтобы дать эту теоретическую часть, которая уже практически решается, но без теоретической базы. У нас, гидробиологов, существует в этом отношении большая потребность. Поэтому мое обращение к Академии — не только поставить эти работы описательным методом, но итти дальше и создать экспериментальную работу по искусственным биотопам в связи с большими потребностями рыбного хозяйства и вообще в связи с гидростроительством. Если мы не будем экспериментировать в этом направлении, мы вынуждены будем итти теми эмпирическими путями, какими идут американцы, а это, конечно, неправильно.

Я приведу еще пример. Возьмите современное землечерпание, на что обращал внимание т. Белинг. Совершенно исключительно значение плотин, что они делают с запасами пород наших рыб и т. п. Я бы просил Сергея Алексеевича эту группу работ по гидробиологии расширить, не только ограничиться одним описательным методом, но перейти к экспериментированию.

В связи с этим возникает вопрос об организации в Академии Наук какой-то базы для речных исследований. Ее нет, а она необходима. Этих речных станций, работающих над теоретическими вопросами, в СССР не существует.

Неизвестнова. Я могу только поддержать это. Мы об этом давно думали, и все согласны. В своей работе мы пользуемся тем методом, который называется квазиэкспериментальным, т. е. теми экспериментами, которые дает сама природа. Например, учет влияния подпора острова на Оленинских перекатах. На постановку работ по экспериментированию в искусственных условиях потребуются большие суммы денег. Еще надо иметь в виду, что при экспериментировании в искусственных условиях всегда может получиться, что часть условий останется недоучтенной и в эксперименте получится одно, а в природе будет другое.

По поводу связи с гидрологией. Конечно, многими исследователями используются гидрологические материалы, но мне хотелось бы не только использовать, но работать одновременно с гидрологами в одной партии. Это дает более надежные и более точные результаты.

Пирожников. Мне, как работающему последние годы по фауне Енисея, было особенно приятно и радостно услышать доклад Е. С. и о той связи с гидрологами, о которой говорил Березовский. Но эта связь, эта увязка не дает точной картины, если исследование ведется неодновременно. То, что проделала Е. С., очень тщательно, с любовью, дает ценный образец для всех работающих по фауне рек. Хотя те величины, которые указаны Е. С., не подходят для Енисея и для целого ряда других крупных рек, но в качестве методологической основы все это крайне важно учесть при самых разнообразных работах на других реках. Хотя в работе не было элементов, которые искусственно влияли бы на режим и население реки, тем не менее — это тщательная работа по выяснению количества населения и целого ряда связанных с ним гидрологических факторов, учтенных инструментально, причем целый ряд факторов учитывается в связи с фауной впервые инструментально, как, скажем, применение прибора Полякова. Если учесть все эти стороны

работы, то, несомненно, исследования Е. С. являются прекрасной основой для будущего прогноза водоемов, насколько они переделываются искусственно и поскольку они перегораживаются плотинами, что сейчас применяется и еще более широко будет применяться. Так что подчеркиваю, что эта работа является основой для гидробиологических работ, и можно только приветствовать эту работу и пожелать более широкого развертывания аналогичных исследований.

Некрасов. Большая часть этой работы, которая была вами изложена, была проведена на Окской биологической станции. В связи с затронутым вами вопросом о том месте, где могла бы быть организована экспериментальная работа, я хочу сказать несколько слов. Сейчас как раз Академия Наук обратилась к Горьковскому университету, чтобы он взял на себя Окскую станцию. Горьковский университет относится к этому сочувственно, но своими силами не находит возможным поставить эту работу, поэтому мы просили бы, во-первых, чтобы эта станция была передана со всеми ее зданиями, потому что иначе мы, конечно, не можем ее принять; во-вторых, чтобы работавшие там люди, наладившие там определенную работу, наладили и продолжали ее в порядке связи Академии Наук с нами. Думаю, что это такое сочетание, которое может дать хорошие результаты.

С места. Вы употребили термин: «Физиология биоценоза». Как это понимать?

Неизвестнова. В смысле физиологии организмов, составляющих биоценоз.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

LEO S. BERG

A CLASSIFICATION OF FISH-LIKE VERTEBRATES

The present paper is a short extract from the complete account which contains characteristics of all the classes, orders, and suborders of fish-like vertebrates, an enumeration of families both living and fossil, their geological range, as well as full references.

Of the previous work on the classification of fishes the classical researches of Regan (1902 sq.) on the recent fishes and of Stensiö (1921 sq.) on the fossil ones must be mentioned.

By an asterisk* are designated the extinct forms.

Phylum Vertebrata
Subphylum **ACRANIA**
Class I **Amphioxi**
Order *Amphioxiformes*

Subphylum **CRANIATA**
Branch **AGNATHA**
* Class II **Cephalaspides** (Osteostraci)
* Subclass Cephalaspides
* Order *Cephalaspidiformes*
* » *Trematapidiformes*
* Subclass? Birkeniae (Anaspida)
* Order *Birkeniiformes*
* » *Lasaniiformes*

Class III **Petromyzones**
Order *Petromyzoniformes*

* Class IV **Pteraspides** (Heterostraca)
* Subclass Pteraspides
* Order *Astraspiformes*
* » *Psammosteiformes*
* » *Pteraspiformes*
* » *Cyathaspiformes*
* Suborder Cyathaspidoidei
* » Poraspidoidei
* Order *Amphiaspiformes* [1]
* Subclass? Coelolepides (Thelodonti)
* Order *Coelolepiformes*
* » *Phlebolepiformes*
* Subclass? Palaeospondyli
* Order *Palaeospondyliformes*

Class V **Myxini**
Order *Myxiniformes*
Branch **GNATHOSTOMATA**
Superclass Pisces

* Class VI **Pterichthyes** (Antiarchi)
* Order *Remigolepiformes*
* » *Asterolepiformes*

* Class VII **Coccostei** (Arthrodira)
* Subclass Euarthrodira
* Order *Coccosteiformes*
* » *Mylostomiformes*
* » *Ptyctodontiformes*
* Subclass Phyllolepida
* Order *Phyllolepiformes*

Incertae sedis
* Order *Macropetalichthyiformes*
* » *Gemuendiniformes*
* » *Jagoriniformes*

* Class VIII **Acanthodii**
* Order *Diplacanthiformes*
* » *Acanthodiformes*

Class IX **Elasmobranchii**
* Subclass Cladoselachii
* Order *Cladoselachiformes*
» *Cladodontiformes*
* Subclass Xenacanthi (Pleuracanthodii)
* Order *Xenacanthiformes*
Subclass Selachii (Euselachii)

[1] Separated by D. V. Obruchev (in press).

Superorder Pleurotremata
Order *Heterodontiformes*
* Suborder Ctenacanthoidei
» Heterodontoidei
Order *Hexanchiformes*
» *Lamniformes*
Suborder Lamnoidei
» Scyliorhinoidei
Order *Squaliformes*
Suborder Squaloidei
» Squatinoidei
Superorder Hypotremata
Order *Rajiformes*
» *Torpediniformes*

Class X **Holocephala**
* Subclass Chondrenchelyes
* Order *Chondrenchelyiformes*
Subclass Chimaerae
Order *Chimaeriformes* (incl.* Bradyodonti)

Class XI **Dipnoi**
* Superorder Dipteri
* Order *Dipteriformes*
* » *Phaneropleuriformes*
* » *Uronemiformes*
* » *Ctenodontiformes*
Superorder Ceratodi
Order *Ceratodiformes*
» *Lepidosireniformes*

Class XII **Teleostomi**
* Subclass Crossopterygii
* Superorder Osteolepides
* Order *Osteolepiformes*
* » *Holoptychiformes*
* » *Rhizodontiformes*
* Superorder Coelacanthi
* Order *Coelacanthiformes*
* Suborder Diplocercidoidei
* » Coelacanthoidei
Subclass Actinopterygii
Superorder A
Order *Polypteriformes* (Brachiopterygii)
Superorder B
* Order *Tarrasiiformes*
* » *Palaeonisciformes*
* Suborder Palaeoniscoidei
* » Platysomoidei
* Order *Gymnonisciformes* [1]
* » *Phanerorhynchiformes*
* » *Dorypteriformes*
* » *Bobasatraniiformes*
* » *Catopteriformes*
* » *Perleidiformes*
* » *Ospiiformes*
* » *Pholidopleuriformes*
* » *Saurichthyiformes*
» *Acipenseriformes*
» *Amiiformes*
* » *Aspidorhynchiformes*
* Order *Pycnodontiformes*
* » *Pachycormiformes*
» *Lepidosteiformes*
* » *Pholidophoriformes*
» *Clupeiformes* (Isospondyli)
* Suborder Leptolepidoidei
* » Lycopteroidei
» Clupeoidei
* » Ctenothrissoidei
» Chirocentroidei
* » Saurodontoidei
» Chanoidei
» Phractolaemoidei
» Gromerioidei
» Salmonoidei
» Esocoidei (Haplomi)
» Stomiatoidei
* » Enchodontoidei
» Opisthoproctoidei
» Gonorhynchoidei
» Notopteroidei
» Osteoglossoidei
» Pantodontoidei
» Anotopteroidei
Order *Bathyclupeiformes*
» *Galaxiiformes*
» *Scopeliformes* (Iniomi)
» *Ateleopiformes*
» *Giganturiformes*
» *Saccopharyngiformes* (Lyomeri)
» *Mormyriformes*
Suborder Gymnarchoidei
» Mormyroidei
Order *Cypriniformes* (Ostariophysi)
Group A
Suborder Characinoidei
» Gymnotoidei
» Cyprinoidei
Group B
Suborder Siluroidei
Order *Anguilliformes* (Apodes)
* Suborder Anguillavoidei
» Anguilloidei
» Nemichthyioidei
Order *Halosauriformes* (Lyopomi)
» *Notacanthiformes* (Heteromi)
» *Beloniformes* (Synentognathi)
Suborder Scomberesocoidei
» Exocoetoidei
Order *Gadiformes* (Anacanthini)
» *Macruriformes* [1]
» *Gasterosteiformes*
» *Syngnathiformes* (Solenichtyes)
Suborder Aulostomoidei
» Syngnathoidei (Lophobranchii)
Order *Lampriformes* (Allotriognathi)
Suborder Lampridoidei
» Veliferoidei
» Trachypteroidei
» Stylophoroidei
Order *Cyprinodontiformes* (Microcyprini)

[1] L. S. Berg. C. R. Acad. Sci. URSS, 1936, IV, № 7, p. 345.

[1] Separated by A. N. Svetovidov (in this Bulletin, p. 1286).

Suborder Amblyopsoidei
» Cyprinodontoidei
Order *Phallostethiformes*
» *Percopsiformes*
Suborder Percopsidoidei
» Aphredoderoidei
Order *Stephanoberyciformes* (Xenoberyces)
» *Beryciformes*
» *Zeiformes*
» *Mugiliformes*
Suborder Sphyraenoidei
» Mugiloidei
Order *Polynemiformes*
» *Ophiocephaliformes*
» *Symbranchiformes*
Suborder Alabetoidei
» Symbranchoidei
Order *Perciformes*
Suborder Percoidei
» Blennioidei
» Ophidioidei
» Ammodytoidei
» Callionymoidei
» Siganoidei
» Acanthuroidei
» Trichiuroidei
» Scombroidei
» Luvaroidei
» Tetragonuroidei
Suborder Stromateoidei
» Anabantoidei
» Luciocephaloidei
» Kurtoidei
» Ramphosoidei
» Gobioidei
» Cottoidei (Cataphracti, Scleroparei)
Order *Dactylopteriformes*
» *Thunniformes*
» *Pleuronectiformes* (Heterosomata)
Suborder Psettodeoidei
» Pleuronectoidei
Order *Icosteiformes* (Malacichthyes)
» *Chaudhuriiformes*
» *Mastacembeliformes* (Opisthomi)
» *Echeneiformes* (Discocephali)
» *Tetrodontiformes* (Plectognathi)
Suborder Balistoidei
» Ostracioidei
» Tetrodontoidei
» Moloidei
Order *Gobiesociformes* (Xenopterygii)
» *Batrachoidiformes* (Haplodoci)
» *Lophiiformes* (Pediculati)
Suborder Lophioidei
» Antennarioidei
» Ceratioidei
Order *Pegasiformes*

Л. С. БЕРГ. КЛАССИФИКАЦИЯ РЫБООБРАЗНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

РЕЗЮМЕ

Настоящее сообщение есть извлечение из подробной работы автора, заключающей характеристики всех классов, отрядов и подотрядов, упоминаемых здесь, перечни семейств и частью подсемейств, а также подробные ссылки.

Из предыдущих работ по классификации рыб должны быть упомянуты классические исследования Ригэна над современными рыбами и Стеншё над ископаемыми.

Звездочкой обозначены ископаемые формы.

ПРЕНИЯ ПО ДОКЛАДУ Л. С. БЕРГА

Васнецов. Следует ли считать выделение какой-либо систематической единицы — класса, подкласса и т. д. — вопросом принципиальным или нет?

Берг. Выделение какой-либо группы есть, конечно, вопрос принципиальный. Но самое существенное в этом деле — это указать характерные признаки, что мною и произведено в подробной работе.

Матвеев. Мы, морфологи, ни в коем случае не можем согласиться с точкой зрения Стеншё насчет того, что кость является первоначальной стадией, а хрящ последующей. Все данные сравнительной анатомии и эмбриологии этому противоречат.

Берг. Постепенная замена кости хрящом у ряда групп, принадлежащих к низшим позвоночным, совершенно бесспорно установлена палеонтологией, и данные эмбриологии не могут опровергнуть этих фактов.

Беклемишев. В состав раздела В подкласса *Actinopterygii* входит очень большое количество отрядов, которые не сгруппированы в более мелкие объединения. Таким образом получается трудно обозримая система. Необходимо ввести какие-то промежуточные единицы.

Берг. В настоящее время невозможно сохранить прежнее деление *Actinopterygii* на *Ganoidei, Holostei* и *Teleostei*; что *Holostei* постепенно переходит в *Teleostei*, это известно уже давно, но палеонтологические исследования Стеншё показали, что и *Ganoidei* не могут быть отграничены от *Holostei*. Следует затем иметь в виду, что в линейном ряду невозможно представить взаимоотношения различных отрядов *Actinopterygii*.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

A. N. SVETOVIDOV

ÜBER DIE KLASSIFIKATION DER *GADIFORMES* ODER *ANACANTHINI*

(Vorläufige Mitteilung)

Regan (9), dessen System der *Anacanthini* gegenwärtig allgemein anerkannt wird, vereinigt in dieser Ordnung Fische, die durch folgende Merkmale gekennzeichnet werden: die Parietalia sind von einander durch das Supraoccipitale getrennt, während Prooticum und Occipitalia lateralia durch das vergrösserte Opisthoticum; der Schultergürtel ist am Schädel befestigt, ein Mesocoracoideum fehlt, die unpaarigen Flossen sowie Bauchflossen (ausgenommen die erste Rückenflosse mancher *Macruridae*) weisen keine Stachelstrahlen auf, die Bauchflossen sind unter den Brustflossen oder vor ihnen befestigt und besitzen 1—12 Strahlen, der Beckengürtel liegt hinter der Clavicularsymphyse und ist nur durch ein Ligament an derselben befestigt. Die Kiemen sind kammförmig. Die Schwimmblase hat keine Verbindung mit dem Darm.

Der Lage der Scapularöffnung zwischen Scapula und Coracoideum, die von Gill (3) und Boulenger (1) als wichtiges Merkmal aller dieser Fische angesehen wird, misst Regan keine wesentliche Bedeutung bei, weil es sich erweist, dass bei *Gadomus longifilis* aus der Familie *Macruridae* diese Öffnung sich in der Scapula befindet. Ebenso befindet sich bei *Trematomus* aus der Familie *Nototheniidae*, die von Boulenger auf Grund der Lage der Scapularöffnung zwischen Scapula und Coracoideum mit den Familien *Gadidae* und *Macruridae* in Beziehung gebracht wird, diese Öffnung tatsächlich in der Scapula.

Zu den *Anacanthini* rechnet Regan die Familien *Gadidae*, *Macruridae* und *Muraenolepidae*. Die Gattungen *Merluccius* und *Raniceps*, die von manchen Autoren (3,5) als besondere Familie hingestellt werden, rechnet er zur Familie *Gadidae*. In die Familie *Gadidae* reiht Regan auch die Gattung *Bregmaceros ein*, bei welcher nach seinen Untersuchungen der Beckengürtel schwach am Schultergürtel befestigt ist, die Schwanzflosse symmetrisch ist und die Scapularöffnung sich zwischen Scapula und Coracoideum und nicht in der Scapula befindet, wie Jordan und Everman (5) annahmen, die *Bregmaceros* als selbständige Familie hinstellten, die sie zu den Familien *Brotulidae* und *Ophidiidae* in Beziehung brachten.

Goodrich (4) nimmt die *Anacanthini*, die er *Gadiformes* nennt, in demselben Umfang und mit derselben Bestimmung an, wie Regan, und

lenkt die Aufmerksamkeit auf eine längst bekannte [11], aber in Vergessenheit geratene Eigentümlichkeit des Baues ihrer Interorbitalregion und der Riechnerven, indem er diese Eigentümlichkeiten als am meisten charakteristische Merkmale der Gruppe hinstellt.

Die Schädelhöhle setzt sich bei den *Gadiformes* als enger Kanal über dem Septum interorbitale nach vorn fort, in welchem die Riechnerven liegen, und durch welchen die Schädelhöhle den Nasenkapseln genähert ist. Infolgedessen gehen die N. n. olfactorii bei den *Gadiformes* nicht durch die Orbite und sind in ihrer ganzen Ausdehnung neben einander gelegen (Abb. 1a), in Gegensatz zu der überwiegen-

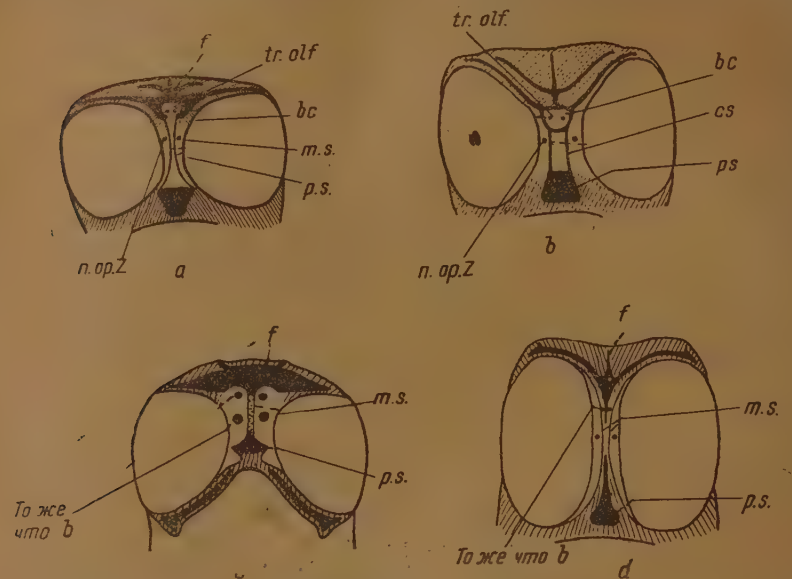


Abb. 1. Querschnitt durch die Interorbitalregion am Vorderende des Auges: (a) *Gadus morhua*, (b) *Physiculus japonicus*, (c) *Lucioperca lucioperca* und (d) *Coelorhynchus jordani*. *bc* — Schädelhöhle (der Kanal über dem Septum interorbitale), *cs* — knöcnerhes Septum interorbitale, *f* — Frontale, *ms* — membranöses Septum interorbitale, *n. olf.* — Nervus olfactorius, *n. opt.* — Nervus opticus, *ps* — Parasphenoideum, *tr. olf.* — Tractus olfactorius

den Mehrzahl der übrigen Teleostei, bei denen der N. olfactorius jederseits durch die Orbite tritt und vom Nerv der anderen Seite durch das Septum interorbitale getrennt ist (Abb. 1c). Eine Ausnahme unter den Teleostei bilden, ähnlich den *Gadiromes*, die von ihnen weit entfernten Familien *Galaxiidae* [12], manche *Characinidae* [10], *Plectognathi* [7] (*Diodon*) und *Cyprinidae* [10], bei denen die Interorbitalregion ähnlich eingerichtet ist. Ausserdem sind die Lobi olfactorii bei den *Gadiromes* weit vom Vorderhirn entfernt, indem sie im Kanal über dem Septum interorbitale neben den Nasenkapseln liegen, infolgedessen die N. n. olfactorii bei ihnen sehr kurz sind, während die Lobi olfactorii mit dem Vorderhirn durch lange Tracti olfactorii in Verbindung stehen (Abb. 2a), was unter den Teleostei nur bei den *Galaxiidae* [12], manchen *Cyprinidae* [10], *Characinidae* [10] und *Plectognathi* [7] bekannt ist.

Ausser den angegebenen Familien und Ordnungen verlaufen nach Dietz(²) auch bei *Liparis* und *Gyclopterus* die Riechnerven nicht durch die Orbite. In die Interorbitalregion setzt sich die Schädelhöhle nur bei *Liparis*, bei welchem sie hier dieselbe Breite hat wie hinten, und bis zu den Nasenkapseln reicht; bei *Cyclopterus* ist all dies nicht der Fall. Ein Durchdringen der Riechnerven durch die Orbite findet nicht statt auch bei einer Reihe anderer von uns untersuchten Vertreter der Unterordnung *Scleroparei*, wohin die beiden erwähnten Fische, *Myoxocephalus*, *Cottocomephorus*, *Comephorus*, *Sebastes*, *Trigla*, *Occa* und *Blennoidei* (*Blennius*, *Lumpenus*, *Ophidion*) gehören, aber bei allen ihnen setzt sich die Schädelhöhle nicht in die Interorbitalregion fort, ausgenommen *Myoxocephalus*, bei dem sie sich als feiner Kanal bis zu den Nasenkapseln erstreckt. Das Wesentlichste ist aber, dass die Lobi olfactorii bei allen aufgezählten Fischen unmittelbar am Vorderhirn gelegen sind(⁶ᵃ) und mit den Nasenkapseln durch lange N. n. olfactorii in Verbindung stehen, die zwischen der Membran des Septum interorbitale und den Knochen oder Knorpeln der Interorbitalregion (Abb. 1d) gelegen sind und also nicht durch die Orbite ziehen. Der Kanal über dem Septum interorbitale mit den darin liegenden Riechnerven ist, wie durch unsere Untersuchungen nachgewiesen wurde, auch bei der Fam. *Brotulidae* (*Hoplobrotul aarmata*) vorhanden, bei deren Vertretern er, ebenso wie bei der Fam. *Cyprinidae* knöcherig ist, die Lobi olfactorii liegen aber eng dem Vorderhirn an, während zu den Nasenkapseln im Kanal lange N. n. olfactorii verlaufen.

Die Interorbitalregion kann also selbst innerhalb ein und derselben Fischgruppe ziemlich verschiedenartig eingerichtet sein und kann bei manchen Gruppen als systematisches Merkmal keine wesentliche Bedeutung haben. Was die Lage der Lobi olfactorii anbelangt, so sind diese, soweit gegenwärtig bekannt(⁶) nur bei den Familien *Galaxiidae*, *Cyprinidae*, einigen *Characinidae*, *Diodontidae*, und bei den *Gadiformes*, bei den Nasenkapseln gelegen.

Die Angabe von Dietz(²) [1921, 436] über die Lage der Lobi olfactorii bei den *Cypriniden* unweit des Vorderhirns und bei *Liparis* unweit des Nasenkapseln ist nicht richtig. Bei den *Cyprinidae*, wie allgemein bekannt ist, befinden sich die Lobi olfactorii in der Nachbarschaft der Nasenkapseln, bei *Liparis* — nach meinen Untersuchungen — des Vorderhirns. Was den Bau des Skeletts der Schwanzflosse bei den *Gadiromes* anbetrifft, so ist er ganz anderer Beschaffenheit als bei *Cyclopterus*, *Liparis* und *Cottus*, obgleich ist er bei diesen Fischen im Vergleich mit anderen *Scleroparei* weniger asymmetrisch. Das wesentlichste Merkmal der *Gadiformes* ist das grosse Opisthoticum, durch welches der N. glossopharyngeus heraus tritt, wird von Dietz nicht behandelt.

In einiger Entfernung von den Nasenkapseln, etwa in der Mitte zwischen ihnen und dem Vorderhirn, liegen die Lobi olfactorii nur bei *Carassius* und *Rhodeus* unter den *Cypriniden* und *Raniceps* unter den *Gadiden*, was eine Folge des Umstandes ist, dass sich bei diesen Fischen im vorderen Teil des Kanals bei den Nasenkapseln der Knorpel ausbreitet, wodurch die Lobi olfactorii gleichsam von den Nasenkapseln fortgedrängt werden. Sehr charakteristisch ist, dass bei den Brotuliden die Lobi olfactorii neben dem Vorderhirn liegen, obwohl bei ihnen im Interorbitalgebiet ein Kanal vorhanden ist, der die Nasenkapseln selbst erreicht. Möglicherweise ist auch bei denjenigen *Characinidae*, bei

denen die Lobi olfactorii nicht neben den Nasenkapseln liegen, dieses durch ein Auswachsen des Knorpels bedingt.

Solche Struktur hat aber die Interorbitalregion nicht bei allen *Gadiformes*. Bei *Coelorhynchus jordani* Smith et Pope, *C. coelorhynchus* Risso, *C. japonicus* Temm. et Schl., *C. anatirostris* Jord. et Gilb., *Trachyrhinchus trachyrhinchus* Risso, *Coryphaenoides rupestris* Gunn., *C. altipinnis* Gnthr. und *Abyssicola macrochir* Gnthr. aus der Familie *Macruridae* ist die Schädelhöhle nicht kanalartig über dem Septum interorbitale fortgesetzt, die Lobi olfactorii sitzen und gehen unmittelbar in den basalen Teil des Vorderhirns über und nicht bei den Nasenkapseln und darum sind die N. n. olfactorii lang, und ausserdem gehen beide (der rechte und der linke) anfangs nebeneinander zwischen den Membranen des Septum interorbitale liegenden Nerven, später auseinander, indem sie durch das Frontale und Ethmoideum getrennt sind, und verlaufen zu den Nasenkapseln an beiden Seiten des Frontale und Ethmoideum, wobei sie zwischen diesen Knochen und den Membranen des Septum interorbitale liegen, auf diese Weise die Orbite nicht passierend (Fig. 1d). Es ist anzunehmen, dass auch bei den übrigen Vertretern dieser Familie die Interorbitalregion ebenso gebaut ist.

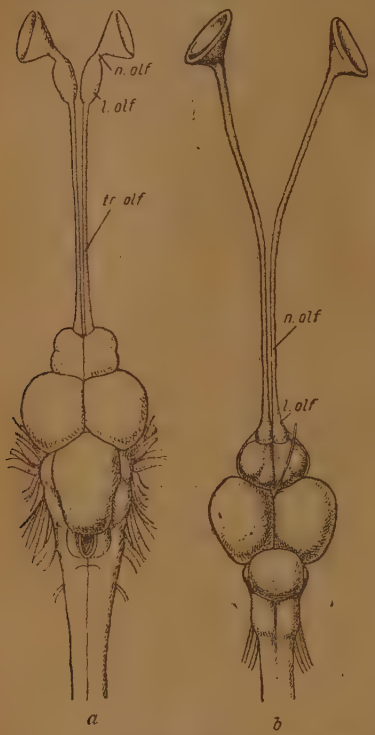


Abb. 2. Das Gehirn von (a) *Gadus morhua* und (b) *Lucioperca lucioperca*

Nach einigen der wichtigsten Merkmale (Lage der Lobi olfactorii und Bau der Interorbitalregion) unterscheidet sich also die Fam. *Macruridae* wesentlich von den anderen Familien der *Gadiformes*. Von Merkmalen, die der Fam. *Macruridae* und anderen Familien der *Gadiformes* eigentümlich sind, muss das vergrösserte Opisthoticum erwähnt werden; die übrigen Merkmale sind vielen anderen Gruppen der *Teleostei* eigentümlich.

Die Familie *Macruridae* muss also nach manchen Merkmalen zu den *Gadiformes* gerechnet werden, nach anderen dagegen muss sie von dieser Ordnung getrennt werden. Beides ist fast in gleichem Masse berechtigt. Schliesst man jedoch die Fam. *Macruridae* von den *Gadiformes* aus, so wird eine Reihe von Merkmalen (die Lage der Scapularöffnung zwischen Scapula und Coracoideum, ausschliesslich weiche Strahlen in der unpaarigen Flossen, Lage der Bauchflossen vor den Brustflossen), die von Regan nicht als charakteristisch angesehen werden, zu gemeinsamen Merkmalen sämtlicher Familien der Ordnung, und die *Gadiformes* (*Anacanthini*) können tatsächlich als weichstrahlich angesehen werden, die durch eine grosse Zahl von Merkmalen vereinigt werden. Daher muss die grosse Familie *Macruridae*, die offenbar

in mehrere Familien zerfällt, als besondere Ordnung hingestellt werden, die einerseits den *Gadiformes*, andererseits einigen *Acanthopterygii* nahe steht.

Nach den Untersuchungen von Stannius [(11), p. 63] und nach Goodrich [(4), p. 478] sind Septum interorbitale und der untere Teil des Kanals der Riechnerven bei den *Gadiformes* membranös (Abb. 1a). Nach unseren Untersuchungen ist bei einem bedeutenden Teil der Vertreter der Familie *Gadidae* der Kanal der Riechnerven ganz und das Septum interorbitale in bedeutender Ausdehnung knöchern (Abb. 1b und Abb. 3). Ausserdem bildet bei Fischen mit knöchernem Septum interorbitale und Kanal der Riechnerven die Schädelhöhle vorne nur eine enge Öffnung,

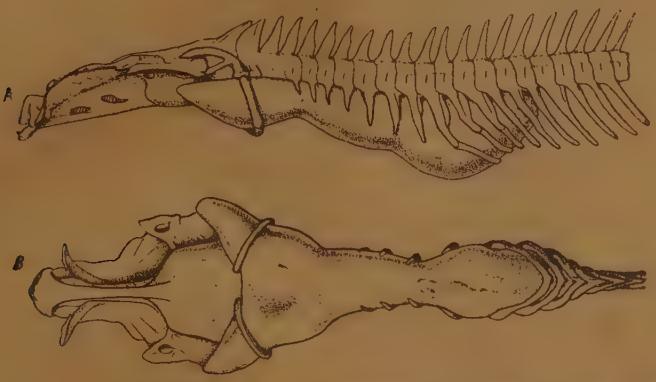


Abb. 3. Die Verbindung der Schwimmblase mit dem Gehörorgan bei *Moridae. Physiculus japonicus: A* — von der Seite, und *B* — von unten gesehen

indem es durch die Erweiterung und Verbindung des Parasphaenoideum und der Frontalia, die auch das Septum interorbitale bilden, fast geschlossen wird. Im Schädel befindet sich bei Fischen mit knöchernem Septum interorbitale hinten jederseits vom Foramen magnum je eine grosse, durch eine Membran geschlossene Fontanelle, durch welche die Schwimmblase vermittels zweier langer hornförmiger Auswüchse mit dem Gehörorgan in Verbindung steht (Abb. 3). Die Verbindung der Schwimmblase mit dem Gehörorgan ist bei einem Vertreter der Familie *Gadidae*, nämlich bei *Lotella bacchus*, längst festgestellt (8), ist aber wenig bekannt geblieben. Dass eine solche Verbindung der Schwimmblase mit dem Gehörorgan auch bei einigen anderen Gadiden besteht, war nicht bekannt, und diese wichtige anatomische Eigentümlichkeit hat daher keine systematische Verwertung gefunden. Der ganz knöcherne Kanal der Riechnerven, das in bedeutender Ausdehnung knöcherne Septum interorbitale, die Fontanellen hinten am Schädel und die durch sie vermittelte Verbindung der Schwimmblase mit dem Gehörorgan — alle diese Merkmale haben eine sehr wesentliche Bedeutung, und die Vertreter der Familie *Gadidae* (die Gattungen *Mora Antimora, Lotella, Physiculus, Laemonema* und andere), denen sie zukommen, müssen als besondere Familie *Moridae* abgetrennt werden. Die Ordnung *Gadiformes* kan also folgendermassen umgrenzt werden:

Order *Gadiformes* (*Anacanthini*)

Riechnerven in einem besonderen Kanal liegend, der eine Fortsetzung der Schädelhöhle ist, und daher von den Sehnerven getrennt. Lobi olfactorii sitzen nahe den Nasenkapseln und sind mit dem Vorderhirn durch lange Tracti olfactorii verbunden. Der orbito-rostrale Teil des Schädels länger oder ebener (manchmal bei Moriden) als der hintere Teil. Basisphenoideum und Orbitosphenoideum fehlend. Myodom fehlend. Das gut entwickelte Supraoccipitale mit einem Längskamm in seiner ganzen Ausdehnung oder nur über dem hinteren Teil berührt die Frontalia, die beiden Parietalia trennend. Opisthoticum ausserordentlich stark ausgebildet, das Basioccipitale berührend und das Prooticum vom Occipitale laterale trennend. Schultergürtel am Schädel befestigt, Mesocoracoideum fehlend. Scapularöffnung zwischen Scapula und Coracoideum; 4—5 Radialia in der Brustflosse. Ossa pubis hinter der Clavicularsymphyse durch ein Ligament frei an derselben befestigt. Wirbel zahlreich, die 4—6 erste ohne Parapophysen, mit sitzenden Rippen, an denen die Epipleuralia befestigt sind; die 2 ersten Wirbel rippenlos. 4 Kiemenbogen; Kiemenspalten weit, Kiemenmembranen frei oder schmal an der Isthmus befestigt; Kiemendeckelmembrane mit 6—8 Strahlen. Alle Flossen ohne Stachelstrahlen, 1—3 Rückenflossen, 1—2 Analflossen. Schwanzflosse von der Rückenflosse und Analflosse getrennt, diphycercal. Körper und teilweise Kopf mit feinen Cycloidschuppen bekleidet, Kinn gewöhnlich mit Barbel. Schwimmblase nicht mit dem Darm verbunden.

Fam. *Gadidae*

Orbito-rostraler Teil des Schädels bedeutend länger als der hintere Teil. Neurocranium vorn weit offenes, ohne Fontanellen hinten in den Occipitalia lateralia. Septum interorbitale und Kanal der Riechnerven unten membranös. Schwimmblase vorne mit kurzen hornförmigen Auswüchsen, das Gehörorgan nicht mit dem in Verbindung ist. Basioccipitale unterseits ohne Höcker zur Anheftung der Muskeln. Vomer stets mit Zähnen. 1—3 Rückenflossen und 1—2 Analflossen.

Die Gattungen: *Brosme, Gaidropsarus Enchelyopus, Raniceps, Phycis. Lota, Molva, Merluccius, Trisopterus, Odontogadus, Pollachius, Gadus, Melanogrammus, Gadiculus, Eleginus, Microgadus, Boreogadus, Arctogadus, Theragra, Micromesistius.*

Fam. *Moridae*

Orbito-rostraler Teil des Schädels etwas länger oder so lang wie der hintere Teil. Neurocranium vorn mit enger Öffnung, die durch die Erweiterung und Verbindung der Parasphaenoideum und der Frontalia fast geschlossen ist. Septum interorbitale teilweise, Kanal der Geruchsnerven durchweg knöchern. Neurocranium hinten jederseits vom Foramen magnum in den Occipitalia lateralia mit je einer grossen durch eine Membran geschlossenen Fontanelle. Schwimmblase vermittels zweier langer hornförmiger am Ende verdickter Auswüchse durch die Fontanellen der in der Occipitalia lateralia mit dem Gehörorgan eng in Berührung tretend. Jeder von den Auswüchsen der Schwimmblase durch eine quere Muskelkomissur eingeschnürt, die von besonderen Höckern an der Unterseite des Basioccipitale zum Supracleithrum ziehen. Vomer bei allen Gattungen, ausser *Mora*, zahnlos, unterseits ziemlich flach. Meist 2, seltener 3 Rückenflossen und eine, seltener 2 Analflossen.

Die Gattungen: *Gadella, Lotella, Physiculus, Lepidion, Laemonema, Antimora, Mora* und sehr wahrscheinlich *Brosmiculus, Melanonus, Microlepidium, Leptophycis, Auchenoceros, Laemonemodes, Halargyreus, Tripterophycis, Fuciichthys, Austrophycis, Algoa, Melanosoma.*

Fam. *Bregmacerotidae*

Orbito-rostraler Teil des Schädels so lang wie der hintere Teil. Neurocranium vorn weit offen, ohne Fontanellen hinten in den Occipitalia lateralia. Septum interorbitale und Kanal der Riechnerven unten membranös. Kanal der Riechnerven viel breiter, als bei Gadiden. Basioccipitale unterseits ohne Höcker zur Anhängung der Muskeln. Vomer mit beweglichen Zähnen. 2 Rückenflossen, die erste nur bei einem Strahl am Nacken dargestellt ist, die mittlere Strahlen der zweiten Dorsal- und der ersten Analflosse sind sehr verkürzt, beinahe diese Flossen trennend. Ventralflossen sehr lang, die äussere am längsten, die innere kurz. Barbel am Kinn fehlend.

Die Gattung *Bregmaceros*.

Zu den *Anacanthini* stellt Regan, als selbständige Familie, auch die Gattung *Muraenolepis*, die sich dadurch auszeichnet, dass sie eine vergrösserte Zahl ([10]) von Pterygialia in den Brustflossen aufweist. Hauptsächlich wegen dieser, sowie wegen mancher anderen Besonderheiten (Schwanzflosse mit der Rückenflosse und Analflosse verschmolzen, enge Kiemenöffnung an der Flosse und Analflosse verschmolzen, enge Kiemenöffnung an der Basis der Brustflossen) kann *Muraenolepis* schwerlich zu den Gadiformes gerechnet werden. Bevor jedoch der anatomische Bau dieser Gattung genauer erforscht ist, ist sie zeitweilig als besondere Familie der Gadiformes zu führen.

Zoologisches Institut
der Akademie der Wissenschaften
der UdSSR.

LITERATUR

[1] Boulenger G. A., Notes on the Classification of the Teleostean. I, On the Trachinidae and their Allies, Ann. Mag. Nat. Hist. (7), VII, p. 268, 1901.
[2] Dietz P., Mededeeling over de plaats der Gadiden in het system. Tidsnkr. Nederl. Dierk. Vereen, 2 ser., XII, p. LXXXVI. 1912. Über die systematische Stellung der Gadidae, Zugleich № 2 der Reiträde zur «Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleo stier». Mitt. Zool. Stat. Neapel, XXII, p. 433—457; 1914—21.
[3] Gill Th., On the Anacanthine Fishes, Proc, Acad. Nat. Sci. Phila., p. 167. 1885.
[4] Goodrich E. S., Vertebrata Craniata (First fascicle: Cyclostomes and Fishes). In Treatise on Zoology ed. by Lankester, IX. London. 1909.
[5] Jordan D. S. and Evermann B. W., Fishes of North and Middle America, III, p. 2529, 1898.
[6] Lissner H., Das Gehirn der Knochenfische. Wiss. Meeresunters., Abt. Helgol., N. F., XIV, S. 127, 1918.
[7] Owen R., Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Vertebrates Animals. I. Fishes, p. 184, 1846.
[8] Parker T. Y., On the Connection of the Airbladders and the Auditory-organ in the Red-cod (*Lotella brachus*). Trans. a. Proc. New-Zealand Instit. t., XV, p. 234. 1883.
[9] Regan C. T., On the Systematic Position of the Gadoid or Anacanthine Fishes. Ann. Mag. Nat. Hist. (7), XI, p. 459, 1903.
[10] Sagemehl M., Beiträge zur vergleichende Anatomie der Fische: III. Das Cranium der Characiniden. Morph. Jahrb., X. S. 1, IV, 1885. Das Cranium der Cypriniden. Ibid. XVII, S. 489, 1891.
[11] Stannius H., Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 2-te Aufl., Berlin 1854.
[12] Swinnerton H., The Osteology of *Cromeria nilotica* and *Galaxias attenuatus*. Zool. Jahrb. XVIII, p. 58, 1903.

А. Н. СВЕТОВИДОВ. КЛАССИФИКАЦИЯ GADIFORMES (ANACANTHINI) [1]

РЕЗЮМЕ

Автором изучены остеология и строение мозга представителей всех родов семейства *Gadidae* и некоторых родов других семейств отряда. На основании этих данных семейство *Macruridae* из отряда *Gadiformes* должно быть выделено в особый отряд. Благодаря особенностям строения черепа и плавательного пузыря из семейства *Gadidae* должен быть выделен ряд родов в новое семейство *Moridae*, характеризующееся, кроме того, некоторыми экологическими особенностями и иным географическим распространением.

ПРЕНИЯ ПО ДОКЛАДУ А. Н. СВЕТОВИДОВА

Заданы вопросы и сделаны следующие замечания.

Т. С. Расс указал, что, по его исследованиям, у небольших тресок (4—5 см) lobi olfactorii располагаются чрезвычайно близко от переднего мозга; у более старших экземпляров наблюдается правильный отход lobi olfactorii от переднего мозга. Далее им задан ряд вопросов: у *Lotinae* наблюдается более сильное развитие переднего мозга, чем у *Gadinae*; укорочена ли у них передняя часть черепа? Глубоководной или мелководной формой является *B. brosme*, икрометание которого происходит на глубине от 40 до 450 м. Стоят ли в какой-нибудь коррелятивной связи размеры остистых отростков первых позвонков с размерами гребня на supraoccipitale?

Б. С. Матвеев спросил, можно ли придавать какое-либо филогенетическое значение наличию длинных брюшных плавников у *Phycis*, если принять во внимание, что у мальков разрастание плавников имеет характер эмбрионального приспособления к образу жизни.

И. И. Пузанов заинтересовался историей происхождения тресковых. В частности, исследовались ли такие виды тресковых, как *Gadus euxinus*?

В ответном слове докладчик указал, что возрастные изменения строения мозга им не изучались. Передняя часть мозга у *Lotinae* несколько укорочена. *B. brosme* держится главным образом на значительных глубинах. Размеры остистых отростков в общем следуют за размерами гребня на supraoccipitale; форма и размеры их имеют характерное строение для каждого вида и могут хорошо ориентировать при определении ископаемых рыб.

Вопросы происхождения тресковых могут явиться темой специального доклада. Относительно *Gadus euxinus* докладчиком опубликована специальная статья.

То, что наиболее близко к исходной форме тресковых стоит *Phycis*, сохраняющий удлиненные брюшные плавники, что свойственно личинкам только *Lotinae*, и во взрослом состоянии, подтверждается и по другим признакам: уменьшение количества лучей в первом спинном плавнике и большой промежуток между ним и вторым спинным плавником у *Gaidopsarus* и *Raniceps*, как показывает эмбриональное развитие этих рыб, происходит за счет редуцирования лучей задней части этого плавника. Кроме того, и слизевая ямка у этих рыб имеет несколько редуцированное строение.

[1] В настоящей статье изложена только первая часть сообщения; вторая часть будет опубликована в сводке по *Gadiformes* в «Фауне СССР». Вопросы, заданные в прениях, касались второй части сообщения.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук.

И. А. РУБЦОВ

К ЭВОЛЮЦИИ КРОВОСОСУЩИХ МОШЕК (*SIMULIIDAE DIPTERA*)

Автор дает очерк эволюции семейства кровососущих мошек. На основании зоогеографических, палеонтологических, сравнительно-анатомических и эмбриологических данных рассматриваются вероятные направления морфологической эволюции, исторические центры развития и пути расселения семейства, главным образом за третичное время.

Особое внимание уделено фактам медленной и неравномерной эволюции семейства. Предлагается гипотеза для объяснения этих фактов, укладывающаяся в общих чертах в дарвиновскую концепцию эволюции.

ВВЕДЕНИЕ

Кровососущие мошки (*Simuliidae*) представляют весьма своеобразное и хорошо изолированное семейство в отряде двукрылых. К настоящему моменту в семействе насчитывается около 450 всесветно распространенных видов.

Экологический облик трех первых водных фаз развития характеризуется своеобразием стациального распределения, особым характером питания и дыхания, резко выраженными реофилией, стенотермией и стеноксибионтностью. Имагинальная фаза отличается, напротив, эвритермностью, малой пластичностью по отношению к влажности, анемофобией.

До самого последнего времени все представители этого весьма древнего семейства объединялись в один род, если не считать весьма неудачной и потому не получившей признания попытки Enderlein (7).

Опыт построения научно обоснованной системы семейства во всесветном объеме, на основе критического обзора и изучения многочисленных диагностических признаков в различных фазах развития, произведен впервые автором настоящей статьи и детально изложен в специальной работе (14). Здесь приводится лишь схема главнейших филогенетических подразделений семейства (фиг. 1).

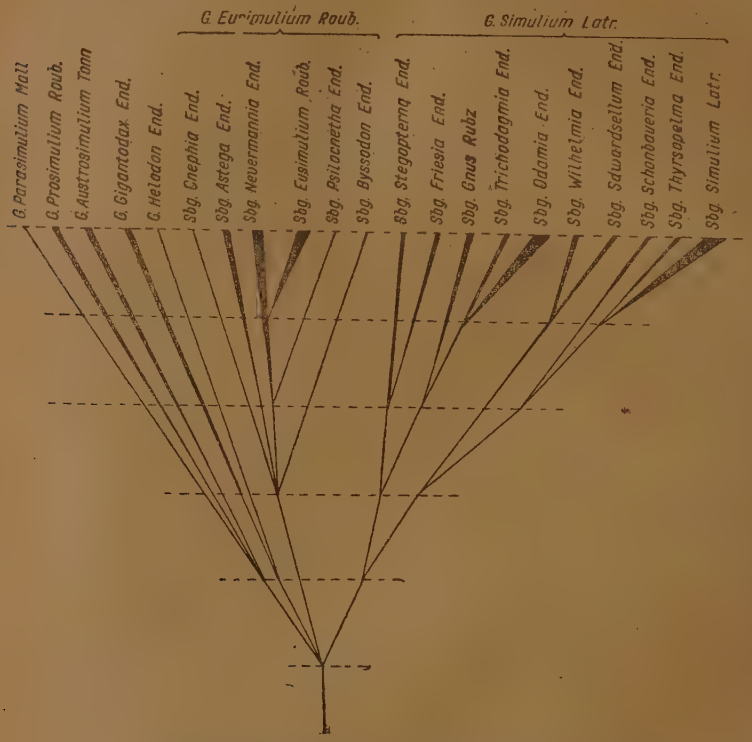
Как видно из схемы, во всем семействе насчитывается свыше 20 родовых и подродовых группировок, весьма различных как по объему, так и по степени морфологической изоляции.

В той же работе (14) дан и первый очерк географического распространения, который наряду с системой семейства положен в основу настоящей статьи.

За просмотр статьи и ценные указания я весьма признателен А. А. Штакельбергу.

I. Время выделения семейства

Выделение мошек (*Simuliidae*) из хирономоидного комплекса (5) в качестве самостоятельно развивающейся ветви восходит к чрезвычайно отдаленному прошлому.



Фиг. 1. Схема филогенетических взаимоотношений родовых и подродовых групп семейства *Simuliidae*

Раннетретичная фауна мошек весьма сходна с ныне живущей. В настоящее время известно свыше 15 ископаемых видов мошек, главным образом из олигоценовых янтарей (1). Все эти виды, включая представителей нижнего олигоцена [относимых Meunier (11) к эоцену], морфологически чрезвычайно близки к ныне живущим видам. Без всякой натяжки они укладываются в рамки ныне существующих подродов. Формирование и развитие семейства проходили, следовательно, значительно ранее — в мезозое.

Из мезозоя имеется пока лишь один несомненный представитель семейства — это *Pseudosimulium humidum* Brodie (1). Судя по общему habitus и по рисунку крыла, это были формы, также весьма близ-

кие к ныне живущим. Таким образом первоначальные стадии развития семейства отодвигаются к началу мезозоя. Однако здесь нам известны лишь другие семейства *Nematocera*, более или менее родственные *Simuliidae*. Но при этом оказывается, что ближайшие филетические ветви, как, например, известные из лиаса *Eopthychopteridae*, *Protorhyphidae*, *Bibionidae*, морфологически уже настолько дифференцированы и специализированы, что производить *Simuliidae* от них нельзя. Можно, например, указать на жилкование крыла (см. табл. XIII, рис. 1—5 в Fossillen Insecten Handlirsch'a), почти столь же совершенное, как и у ныне живущих. Несомненно, что предки *Simuliidae* существовали в лиасе одновременно с ископаемыми *Protorhyphidae* и *Bibionidae* и уже в то время были обособлены. Следы *Simuliidae*, как и всех близких к ним *Nematocera*, теряются в триасе. Иными словами, уже в начале мезозоя появляются представители близких к нашему семейству группы *Nematocera* сразу в формах, чрезвычайно дифференцированных и сравнительно близких к ныне живущим. Среди *Bibionidae*, *Protorhyphidae* лиаса и юры уже обособленно и параллельно развиваются и *Simuliidae*.

Таким образом возникновение интересующего нас семейства мы должны отодвинуть еще далее в глубь времени — к палеозою. К сожалению, из палеозоя о предках интересующей нас группы *Nematocera* ничего не известно. «Внезапное» появление вполне оформившихся насекомых в мезозое можно истолковывать как указание на то, что лишь с мезозоя началось интенсивное развитие групп, и, конечно, до нас полнее всего сохранились и дошли следы процветавших видов. За то, что уже в мезозое произошло не только выделение семейства, но и распадение его на самостоятельно развивающиеся филетические ветви, говорят данные географического распространения. Так, весьма древняя фауна Австралийской области, если не считать немногих, легко отличимых позднейших иммигрантов из Южной Америки, в своеобразном сочетании основных морфологических признаков может быть, в известной мере, противопоставлена всей остальной фауне *Simuliidae* земного шара. Исконный комплекс видов в своих естественных группировках представляет удивительную аналогию тем филогенетическим ветвям, которые известны в Старом и Новом Свете. Например, *Simulium fergussoni* является по совокупности признаков аналогом палеарктической группы *Astega* и *Prosimulium*; *S. ornatipes* представляет подобные же черты аналогии с средиземноморской группой *Odagmia* и неотропической *Trichodagmia*; *S. terebrans* — с неарктической группой *Friesia*; *S. chesmande*, *S. ingulatum* и *S. cornutum* и др. — с почти всесветной группой *Eusimulium*. Этих аналогов сейчас нельзя безоговорочно объединять, но это, несомненно, параллельные ветви, развивающиеся самостоятельно из одного источника,— очевидно, с момента первичного отделения Австралии от остальной суши. Это разделение, противопоставившее по многим направлениям фауну Австралии фауне остального света; палеонтологами согласно приурочивается к мезозою, точнее к средине юры.

С этих отдаленнейших времен две фауны развиваются самостоятельно, но успехи морфологической эволюции, нужно признать, весьма невелики. Дивергенция родственных ветвей настолько незначительна, что и до сих пор, не без основания, их объединяют в один род.

Итак, к средине мезозоя не только семейство, но и более мелкие (подродовые) естественные группировки в семейство уже были отчетливо намечены. Мезозойские виды (из юры) близки к ныне живущим видам. Во всяком случае они бесконечно ближе к ныне живущим видам семейства, чем к известной ныне ископаемой палеозойской (хотя бы, например, пермской) фауне насекомых: различным тараканообразным, стрекозам и т. п. Со всеми этими группами наши *Nematocera* не имеют, конечно, ничего общего. Возникает дилемма: или *Simuliidae*, как все двукрылые, внезапно возникли в начале мезозоя от неизвестных нам предков и относительно быстро трансформировались (в течение триаса) до форм, близких к ныне живущим, или надо допустить, что предки *Simuliidae*, ныне неизвестные, существовали и в палеозое и развивались постепенно по общим законам эволюции, которые устанавливаются для их потомков, известных с юры до нашего времени.

С эволюционной точкой зрения, очевидно, более согласуется вторая возможность. Однако аналогичные факты внезапного появления в начале мезозоя высокодифференцированных семейств и отрядов других насекомых, о которых из палеозоя нет никаких остатков или же есть данные, говорящие о весьма значительных отличиях, свидетельствуют, что конец палеозоя — начало мезозоя ознаменовались ускоренным развитием большинства ныне процветающих отрядов насекомых. Нам представляются вероятными следующие соображения о времени и условиях обособления хирономоидного комплекса, среди которых оказались и *Simuliidae*. Влажные и теплые условия каменноугольного периода допускали наземное существование неизвестным, мелким и малочисленным предкам хирономоидного комплекса, в котором была заключена и потенциальная возможность нашего семейства. Из-за малочисленности, а может быть вследствие особых условий существования эти предки не оставили дошедших до нас следов. Наступившее вслед за тем значительное ухудшение климата в перми предъявило суровые требования к организации существовавших тогда насекомых. Очевидно, что похолодание и особенно засушливость климата в перми означали для влаголюбивых выходцев из каменноугольного периода значительные смещения населяемых биотопов в сторону усыхавших и сокращавшихся водоемов. В засушливые периоды перми влаголюбы были, так сказать, загнаны в воду. Весьма интенсивные процессы горообразования, также характерные для перми, означали разнообразие в пространстве и относительно быструю смену условий во времени. Несомненно, это благоприятствовало более быстрому филогенетическому расчленению, особенно благодаря изоляции и вымиранию в измененных неблагоприятных условиях промежуточных форм, а также усиленному видообразованию в новых условиях.

О процветании групп в это время, конечно, трудно говорить. Однако вторично загнанные в воду представители хирономоидного комплекса, в числе которых были и предки *Simuliidae*, начали специализироваться в соответствии с генетическими потенциями и средой. *Chironomidae* оказались более приспособленными для активного улавливания пищи, связанного с передвижениями, и развили ряд соответствующих адаптаций. *Simuliidae*, напротив, в новой среде оказались способными, сидя на месте, улавливать планктон с помощью новейших образований верхней губы. В соответствии с генетиче-

ской пластичностью этих новообразований, наибольший прогресс у *Simuliidae* получили органы прикрепления и улавливания пищи — премандибулы. Расхождение в хирономоидном комплексе именно с этого момента подтверждается и исследованием эмбрионального развития *Simuliidae* и *Chironomidae*. На первых стадиях развития и далее вплоть до появления зачатков премандибул, которые, нужно сказать, закладываются очень поздно, представители обоих семейств очень сходны. С закладкой премандибул начинается резкое расхождение: у *Chironomidae* быстро и далее развиваются билатеральные придатки активного передвижения у личинок, а также органы активного добывания цищи, в то время как у *Simuliidae* придатки эти относительно редуцируются, билатеральный их характер ослабляется, развиваются органы прикрепления и пассивного улавливания пищи (премандибулы) в соответствии с сидячим образом жизни. С улучшением условий в триасе начался расцвет многих ветвей насекомых, особенно тех, которые в пермские невзгоды выработали пластичность и приспособления, оказавшиеся полезными в новых условиях. Отсюда начинаются палеонтологические свидетельства, уже вполне своеобразные для ныне существующих семейств.

Таким образом, естественнее всего предположить, что расхождение, обособившее семейства, началось со времени принципиально отличного решения способа питания личиночных стадий при вторичном переходе предков в воду. Последнее же произошло, весьма вероятно, в перми. В соответствии с более разнообразными условиями среды, в которые попадали активно охотившиеся *Chironomidae*, они с того времени гораздо сильнее расчленились и разнообразнее дифференцировались в рамках отдельных родов. Напротив, *Simuliidae* с их более сидячим образом жизни, а в связи с этим и с более однообразными условиями дали чрезвычайно цельное, слабо расчлененное, хотя и очень своеобразное и хорошо изолированное семейство.

II. Центры развития и миграции главнейших филетических групп

Как уже было вскользь упомянуто выше, наиболее глубокое разделение семейства совпадает с зоогеографическим делением на материки северного и южного полушарий. Наибольшее своеобразие обнаруживает австралийский комплекс, который в известной мере может быть противопоставлен остальной фауне. В фауне Австралии можно различать три элемента: первый — автохтонный, наиболее древний и примитивный (*Austrosimulium australense, A. tasmaniense, A. simile, A. tillyardi, A. laticorne, A. torrentium, A. multicorne* и др.), имеет отдаленнейшие черты родства с примитивными группами Палеарктики и Неарктики — *Prosimulium* и *Parasimulium* (фиг. 2, *A*; второй, составляющий значительную часть фауны Австралии (*A. ungulatum, A. vexans, A. cornutum, S. ornatipes* и др.), обнаруживает черты родства с фауной Эфиопской и Неотропической областей; третий, наименее многочисленный, состоит из немногих новейших иммигрантов из Южной Америки, как, например, *S. umbratorum, S. aurantiacum*, обнаруживающих родство с ныне живущими видами неотропического рода *Gigantodax*.

Для нас сейчас представляет наибольший интерес первая, наиболее архаическая часть комплекса, объединяющая ряд древнейших

реликтов, развивающихся с отдаленнейших времен самостоятельно, но в известной мере параллельно в Бореальной области и в Австралии. Когда могло произойти разделение этого некогда единого комплекса и где он мог развиваться первоначально?

Как нами было показано ранее (5), совокупность фактов географического распространения *Simuliidae* получает наиболее удовлетворительное объяснение, если в интерпретации прошлого земли придерживаться теории Кеппен-Вегенена, получающей все более широкое признание у геологов и палеонтологов.

С этой точки зрения окончательное отделение Австралии произошло в юре. К этому времени мы относим отделение второго элемента австралийской фауны от фауны эфиопско-неотропической, с которой австралийский комплекс сохраняет, как мы отметили выше, еще и ныне черты отдаленного родства. Согласно той же теории Кеппен-Вегенера соответственная часть Антарктики, связывавшая Южную Америку и Австралию, находилась в то время в умеренно-холодном поясе и поэтому, естественно, допускала существование и обмен этих чрезвычайно холоднолюбивых групп (фиг. 4, *A*). Разделение же более первичного комплекса на две части, из которых одна развивалась на северных материках (*Prosimulium*), другая — на южных, должно было произойти ранее по следующим соображениям. Связь Южной Америки с Северной в юрское время отсутствовала, она существовала ранее лишь до средины триаса. Возобновившись ненадолго в меловом периоде, она порывается и возобновляется снова лишь в миоцене. Обмен предков, родственных бореальным *Prosimulium* и первой автохтонной группе Австралии (*Austrosimulium*), имел место между северными и южными материками, очевидно, до окончательного отделения Австралии от Антарктики и Южной Америки от Северной, т. е. в триасе или перми, когда эти два материка были связаны и когда *Simuliidae* обособились из хирономоидного комплекса.

Обмен представителями предков группы *Prosimulium* между Северной и Южной Америкой в мелу, когда материки были ненадолго соединены, вряд ли мог иметь место, так как здесь в это время проходил экватор, и эта горная холодолюбивая группа едва ли могла свободно преодолевать преграды тропических условий. Подобного проникновения предков *Prosimulium* в Южную Америку и обратно, начиная с миоцена, можно сказать наверное, не было, если принимать во внимание зоогеографические факты. Мы не касаемся миграций других более термофильных и пластичных групп; для последних обмен безусловно имел место, и на нем мы подробнее остановимся ниже. Таким образом, первоначальное разделение первичного комплекса *Simuliidae* произошло еще в начале мезозоя, и с тех пор, развиваясь изолированно в Австралии и Северной Америке, эти две ветви сохранили, наряду с некоторыми общими потенциями морфологического развития, сходные и своеобразные черты экологического облика, например, стенотермность и особо резко выраженную реофилию.

Где же мог развиваться этот первичный комплекс, из которого развились группы *Prosimulium Austrosimulium?* Мы должны прежде всего исключить экваториальные области, во-первых, по зоогеографическим и экологическим мотивам, отчасти указанным выше. Если бы развитие этой группы было возможно около экватора, то, несом-

ненно, сохранились бы какие-либо остатки или потомки этих групп в Центральной Америке или в Юго-восточной Азии, где с древнейших времен условия сохраняются неизменными и где поэтому сосредоточено такое большое число реликтов из самых различных отделов животного царства. Между тем вся Юго-восточная Азия заселена представителями наиболее молодых и прогрессивных филетических ветвей. Также ничего столь же архаичного нет в экваториальной Америке и экваториальной Африке. Но отвергая вероятность возникновения этой древнейшей и наиболее примитивной группы в экваториальных областях, мы должны также исключить возможность ее развития в областях ныне разорванного ареала в Евразии: в Скандинавии, Альпах, Памире, Саянах, Яблоновом хребте и других точках Восточной Сибири, Забайкалья, отчасти горной Средней Азии, потому, что именно здесь простиралась экваториальная полоса, начиная с верхнего карбона и до миоцена. Послеледниковые появления группы *Prosimulium* в Скандинавии и прочих областях Евразии, занятых в четвертичное время ледниковым покровом, не подлежат сомнению. Немногочисленность представителей этой группы в Палеарктике, отсутствие ее на Кавказе и в других изолированных горных областях, куда не достигали ледники, подсказывает, что проникновение этой группы в горные цепи Средней Азии и Восточной Сибири могло произойти в ледниковое время за счет выходцев из очага, где сохранилось и поныне небольшее разнообразие примитивных видов этой группы — именно из Северной Америки. Позднетретичное проникновение родственных подгруппп рода *Prosimulium* из Северной Америки, судя по зоогеографическим данным, шло двумя путями: с запада через Европу (группа *Helodon* и *Prosimuliam hirtipes*) и с востока через Берингову Землю (группа *Prosimulium alpestre*).

Но была ли Северная Америка исконной колыбелью предков, которая дала, с одной стороны, *Prosimulium*, с другой — *Austrosimulium*? В предполагаемое время аналогичные условия умеренного климата существовали и в южном полушарии: в Южной Африке, Южной Америке и Австралии. Мы должны отвергнуть возможность первичного формирования семейства в Австралии и в изолированно взятой Южной Африке, так как здесь, несмотря на условия, благоприятные для сохранения реликтов, нехватает многих ветвей семейства, также нехватает их в Северной Америке; особенно это касается Австралии, которая, с этой стороны, является явным, хотя и очень отдаленным дериватом эфиопско-неотропической фауны. Если же обратиться к Южной Америке совместно с Африкой, которые соприкасались в начале мезозоя, то здесь можно видеть предков, хотя и отдаленных не только архаической группой, из которой, специализируясь на севере, выжили *Prosimulium*, а в Австралии *Austrosimulium*, в самой Южной Америке *Gigantodax*, но здесь же можно найти корни всех крупных групп, ныне существующих в семействе. Южную Америку, вместе с Южной Африкой, в областях формирования глоссоптериевой флоры можно считать наиболее вероятной колыбелью первичного развития нашего семейства. Отсюда ранее других выделились и специализировались наиболее древние, ныне реликтовые и сравнительно архаичные ветви: *Prosimulium* в Бореальной подобласти и *Austrosimulium* в Австралии. В самой же Южной Америке, где первоначально развивался этот комплекс, остался,

сильно специализировавшись, как и две первые группы, род *Gigantodax* (фиг. 2, *A*).

Что разделение первичного комплекса семейства на две половины — северную и южную (Гондванскую) — произошло еще в начале мезозоя и что по крайней мере с середины мезозоя определялось уже несколько центров развития семейства, показывает изучение географического распространения (ныне живущих и ископаемых) более прогрессивных и молодых филогенетических ветвей.

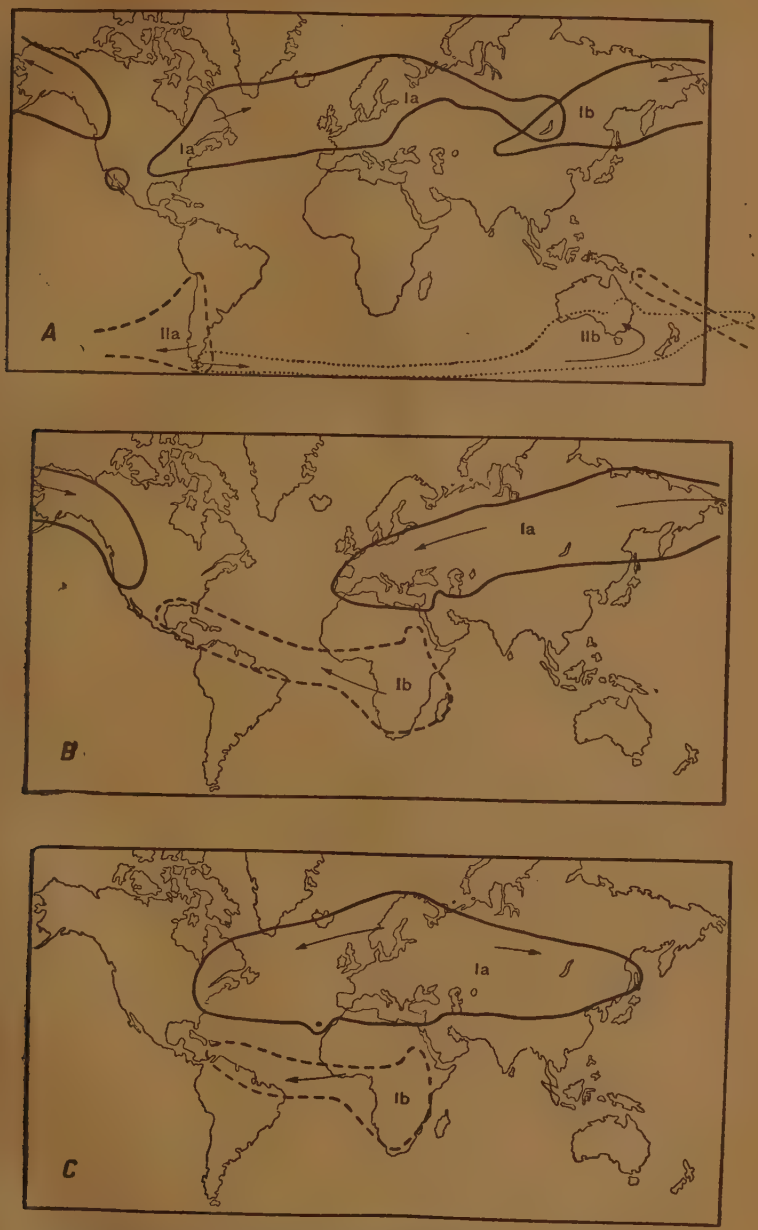
Изучение ареалов различных ветвей семейства обнаруживает следующие общие закономерности.

Наиболее глубокое разделение семейства на викарирующие роды и группы наблюдается не в меридиональном направлении, как это должно было быть при ныне существующих связях и разделениях материков, а в широтном — на северные и южные, как это и должно быть при формировании групп в мезозое, когда Тетис разделял материки в широтном направлении. Так, помимо указанных уже аналогичных родов — *Prosimulium* в северном, *Gigantodax* и *Austrosimulium* в южном полушарии, в качестве аналогично викарирующих групп, созданных еще мезозойскими разъединеннями, можно было бы указать на подрод *Odagmia*[1] в северном полушарии, распадающийся на ряд естественных групп, и *Trichodagmia* в Неотропической области. Аналогично *Simulium* в северном полушарии представлен рядом естественных групп и викарирующей им группой *S. nigrimanum* в Южной Америке (фиг. 3, *A* и *B*). Несколько иное викарирование дают группы *Eusimulium* и *Nevermannia* (фиг. 2, *B* и 3, *C*). Здесь основное по богатству и разнообразию примитивных видов ядро *Eusimulium* находится в Эфиопской области, викарирующая ей *Nevermannia*—в Палеарктике и Неарктике, хотя отдельные представители той или другой группы имеют почти всесветное распространение (*Eus. Costatum, Nev. maculatum* Mq. и др.). Подобное же викарирование дает подрод *Wilhelmia* (фиг. 2, *A*): группа *S. equinum* в Палеарктике и группа *S. medusaeformis* в Эфиопской области. Столь же глубоко отдаленное викарирование наблюдается между родственными группами Южной и Центральной Америки, с одной стороны, и Африки — с другой. Так, эфиопской, богатой видами группе *S.* (*Wilhelmia*) *medusaeformis* может быть противопоставлен *S. exigua* Roub. из Венецуэлы. Столь же богатой эфиопской группе *S.* (*Eusimulium*) *latipes* в Центральной Америке отдаленно родственна группа *S. mexicanum*.

Аналогичные отношения наблюдаются в группе *Odagmia* и *Nevermannia*. Таким образом, наряду с глубокими подразделениями, вызванными историей Тетиса, наблюдаются столь же отдаленные разъединения между материками Гондванны, очевидно, связанные с возникновением Атлантического океана.

Викарирующие группы в северном полушарии между Евразией и Северной Америкой гораздо более близки между собою. При этом надо подчеркнуть наличие двоякого рода группировок: 1-я — европейско-сонорская, когда европейские виды тяготеют к видам Северо-восточной Америки (например, группы *Schönbaueria, Odagmia*);

[1] Было бы вернее, с филогенетической точки зрения, трактовать установленные мною ранее ([5]) подроды как самостоятельные роды. Недостаточная изученность семейства, особенно в Неотропической области и Юго-восточной Азии, затрудняет пока построение более естественной системы.

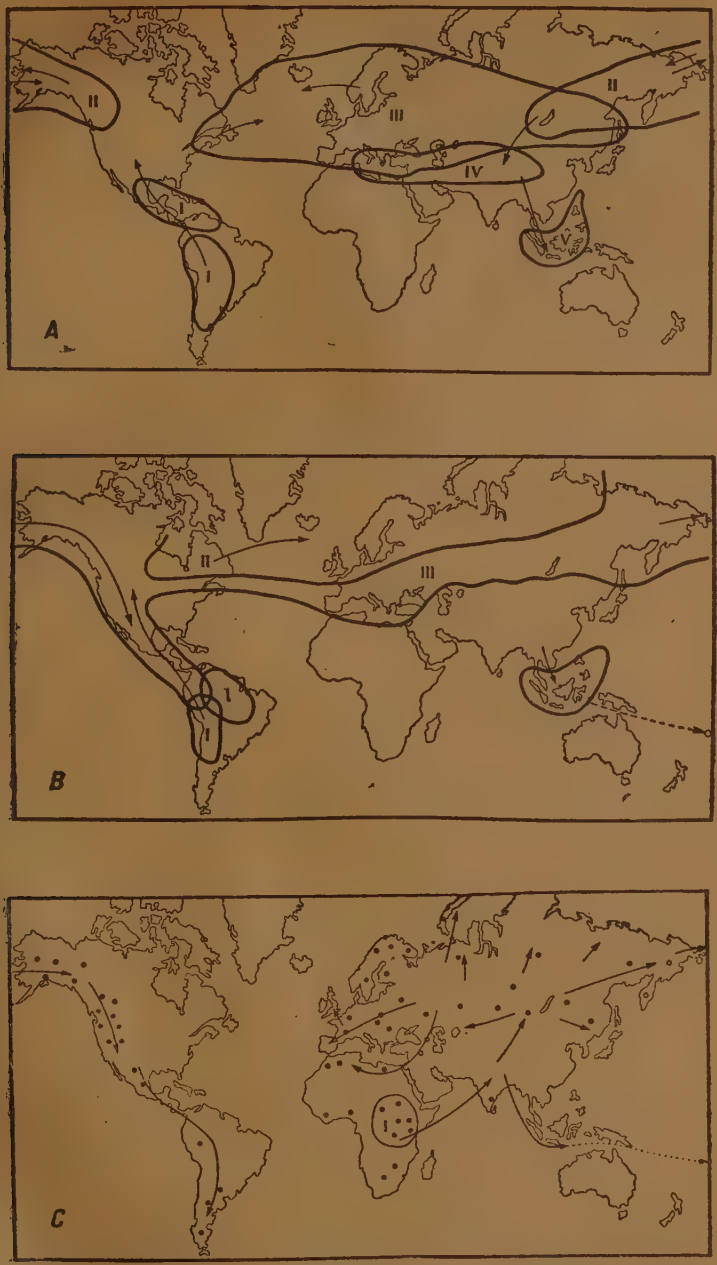


Фиг. 2. Географическое распространение родов сем. *Simuliidae*. *A*—Ia—род *Helodon*; Ib — группа *Prosimulium alpestre* Dor. Rubz.; IIa—род *Gigantodax*; IIb — роп *Austrosimulium* Tonn.; *B*—подрод *Newermannia* End.; *C* — подрод *Wilhelmia* End.; Ia—S. (W) *equinum* L.; Ib—гр. S (W) *medusaeformis* Pom.

2-я — ангарско-американская, когда сходные, очень близкие, а иногда общие виды встречаются во всей Палеарктике (*Eus. aureun*) или же, начиная с Восточной Сибири (подрод *Gnus*), простираются до Камчатки и захватывают Северо-западную Америку (Южноколорадская область) [Мартынова ([13])]. Примеры второго рода дают подроды *Simulium, Eusimulium*. Очевидно, что разделение бореального комплекса на европейско-сонорские и ангаро-американские группы является следствием, с одной стороны, разделения Евразии Уральским рукавом и Северной Америки меридиональным проливом, существовавшими с начала мезозоя до конца олигоцена, а с другой — мезозойскими и третичными связями Европы с Канадским щитом и Ангариды с Беринговой Землей. В этих зоогеографических фактах, таким образом, сказываются опять-таки факторы мезозойского и раннетретичного времени, и очевидно, что уже в мезозое ангаро-американскому и канадско-скандинавскому материкам соответствовали свои исходные комплексы семейства.

Если обратиться к анализу ареалов отдельных, даже более молодых и прогрессивных ветвей семейства, то также становится очевидным, что они могли создаться только при условии развития их, начиная по крайней мере с середины мезозоя. Для примера остановимся вначале на подродах *Eusimulium* и *Wilhelmia* и попытаемся выяснить центры эволюции этих групп и вероятные пути миграций отдельных видов и ветвей при развитии их ареалов.

Если взглянуть на географическое распространение сравнительно хорошо обособленной группы *Eusimulium* (фиг. 3, *C*), то оно представляется всесветным. Представители этой группы отсутствуют лишь в Австралии и на некоторых океанических островах. Наибольшее количество, притом преимущественно архаичных, видов этой группы сосредоточено в Эфиопской области. Последнюю мы и считаем наиболее древним и основным из известных очагов формообразования группы *Eusimulium*. Из Эфиопской области представители этой группы уже очень давно, может быть в начале эоцена, проникли в Центральную Азию и далее, до древнего темени Азии, и образовали здесь ряд новых, частью эндемичных видов. Центральную Азию, таким образом, мы считаем вторичным центром видообразования этой группы. Мы не знаем точно, когда и какими путями группа проникла в Азию, но во всяком случае эта миграция произошла до исчезновения Уральского рукава, т. е. ранее миоцена. Европа была занята группой позднее. В пользу этого говорит отсутствие родственных видов в Северо-восточной Америке и в Гренландии, что свойственно группам, искони населившим Европу. Тем более этого можно было ожидать от рассматриваемой группы, чрезвычайно жизнеспособной и пластичной, отдельные представители которой (*S. costatum*) проникли через Берингову Землю в Северо-западную Америку и по Кордильерам и Андам на юг дошли до Патагонии и Чили, а другие (*S. latipes*) проникли в Ориентальную область. Из азиатского центра заселение шло в трех основных направлениях. Во-первых, после исчезновения Уральского рукава — в Европу и Северную Африку. Вся Европа, до крайнего севера, была занята отдельными представителями этой группы, очевидно, лишь после ледникового периода. Второй путь, по которому шло несколько волн весьма разновременной миграции, лежал в направлении к Индии и Юго-восточной Азии. Отдельные представители сюда проникли еще



Фиг. 3. Географическое распространение сем. *Simuliidae*. *A* — подрод *Odagmia* End; *B*—подрод *Simulium* Latr.; *C*—подрод *Eusimulium* Roub. точки—места нахождения; стрелками показаны вероятные пути распространения

совсем недавно, однако до отделения Явы и Суматры, судя по тому, что на этих островах мы находим подвиды (*S. latipes var. tibodense* и *var. tosariense*) ныне широко распространенного транспалеарктического вида. Однако имеются и более отдаленные связи Индии, Индокитая и Малайского архипелага с Памиром через виды, сравнительно далеко уклонившиеся от основного ядра. Эти связи существовали в раннетретичное или может быть еще более отдаленное время, судя по тому, что отдельные представители этой группы имеются не только на Филиппинах, Борнео, Целебесе, Новой Гвинее, но и проникают значительно далее по остаткам суши Великого океана до островов Товарищества, Фиджи, Таити, Маркизских. Последние нахождения, несомненно, группы *Eusimulium*, хотя и очень уклонившейся, говорят уже о мезозойских связях Азии с этими островами. Третий путь миграции шел на восток и северо-восток. Ныне двумя-тремя видами этой группы занята вся Палеарктика. Через Берингову Землю уже, повидимому, в позднетретичное время отдельные представители проникли в Новый Свет и ныне известны по всему западному (горному) побережью обеих Америк, вплоть до Чили и Патагонии. Интересно, что в Северной Америке изменения проникших сюда видов оказались более значительными, чем в Южной. Так, *S. aureum* образовал разновидность *bracteatum* Coqu., которую вернее было бы рассматривать как особый вид; *S. costatum* представлен близким видом *S. obtusum* D. и Sch. Тот же *Simulium*, собранный в Патагонии и изученный лучшим знатоком *Simuliidae* Edwards'ом, отождествляется им с европейско-азиатской формой этого вида.

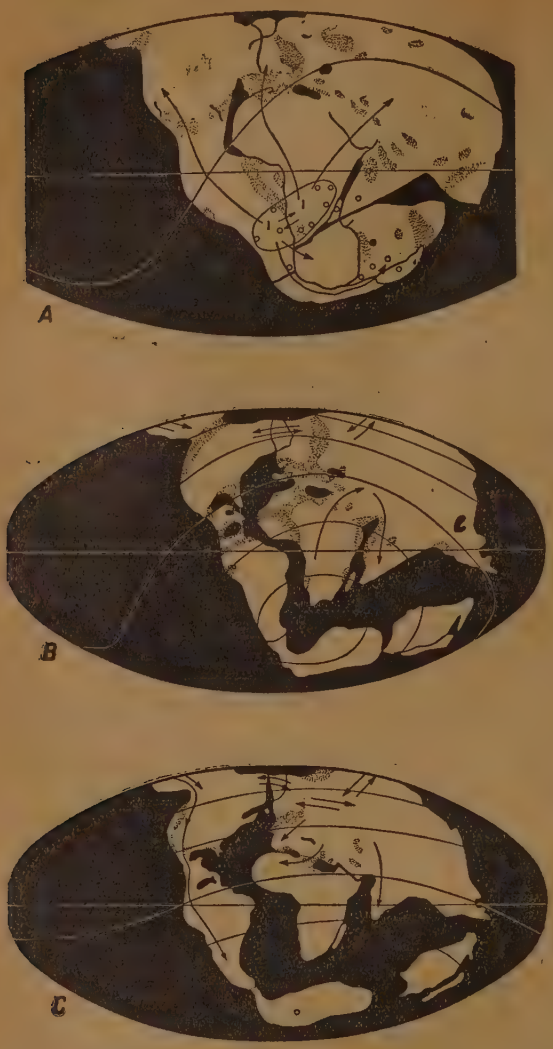
Обратимся теперь к другому подроду *Wilhelmia* (фиг. 2, *B*), который имеет также весьма широкое распространение, но с определенными различиями. Наибольшее разнообразие видов с архаичными чертами (группа *S. medusaeformis*) здесь также сосредоточено в Африке, и ее мы считаем первичным центром развития этой группы, как и для только что рассмотренного *Eusimulium*. В северном полушарии, главным образом в Евразии, точнее в Средиземноморской подобласти, имеется вторичный центр многообразия викарирующей, сильно уклонившейся и более специализированной группы (*S. equinum*). Группы эти было бы наиболее правильно рассматривать как отдельные роды. Очевидно, северная группа видов ответвилась от южной и в очень отдаленное время мигрировала на северные континенты. Однако в отличие от *Eusimulium* нужно предполагать, что миграция здесь произошла не через Азию, а непосредственно в Европу и притом до исчезновения Уральского рукава, за что говорят следующие факты. На восток, до Сахалина, проникает лишь один вид; с Камчатки вид уже не известен. Отсутствуют представители этой группы также и во всей Западной Америке и Аляске. Зато родственные виды, хотя и в небольшом числе, имеются в Гренландии и Восточной Америке. Точно так же к южноамериканской группе этого рода тяготеют несколько видов Центральной Америки.

Значительная морфологическая удаленность и характер связей через Атлантический океан свидетельствуют о том, что миграции из Африки в Европу, а также из Европы и Африки в Северную и Центральную Америку происходили очень давно, по крайней мере в начале третичного периода. Об отдаленности этих связей свидетельствует нахождение очень своеобразного, но все же в некоторых

отношениях родственного вида на Яве (*S. nebulicola*. Edw.) при отсутствии их в Индии и Юго-восточной Азии, как это наблюдалось для *Eusimulium*. В этом также нельзя не видеть указания на гондванские связи. Азия до Сахалина включительно, очевидно, была занята в послемиоценовое время, когда исчез Уральский рукав. Интересно также нахождение видов, близких северной группе, на Канарских островах. Обратные миграции в Африку этой сравнительно ксерофильной группы имели очень ограниченное значение. В Эфиопской области известен лишь один вид, несомненно относящийся к северной группе (*S. letabum*), появление которого в Центральной Африке, судя по незначительной морфологической обособленности, могло иметь место лишь в позднетретичное время. Таким образом, по крайней мере с конца мезозоя группа *Wilhelmia* развивается в двух центрах: в Африке и Европе. Отдаленные миграции в Америку были незначительны и с точки зрения формообразования не дали здесь многообразия или жизнеспособности форм.

Третьей группой, вероятное происхождение которой связывается с Африкой, является подрод *Nevermannia* (фиг. 2, *C*). Он близок подроду *Eusimulium* и имеет много сходных черт в ареале распространения. Точно так же группа занимает всю Евразию и Западную Америку, но отсутствует в Восточной. Подобный характер свидетельствует, что *Nevermannia*, как и *Eusimulium*, проникла сперва в Азию и затем в Европу и Северо-западную Америку. Необходимо, однако, отметить, что уже в янтаре среднего олигоцена Европы встречаются представители этой группы (*S. oligocenicum* Rubz.), нужно сказать, очень близкие к ныне живущим видам. Миграция этой группы в Северо-западную Америку была более древней и интенсивной, чем у *Eusimulium*, о чем можно судить по значительному количеству вполне своеобразных видов, развивавшихся ныне в Неарктике. Однако миграционные возможности оказались здесь более ограниченными, так как она не проникла в Южную Америку, подобно *Eusimulium*.

Обратимся теперь к группам нити, происхождения которых неизменно приводят в Южную Америку. Остановимся сначала на наиболее богатых ныне видами подродах *Odagmia* (фиг. 3, *A*) и *Simulium* (3, *B*). Они составляют ядро палеарктической фауны. В ареалах этих двух весьма отдаленно родственных групп много общего. Область наибольшего видового разнообразия у обеих групп находится в Палеарктической области. У группы *Odagmia* центры многообразия явно тяготеют к Средиземноморской подобласти, у *Simulium* они лежат несколько севернее — в Центральной Европе и Восточной Сибири. Другая область, где виды этих групп почти так же обильны, — Центральная и Южная Америка. Наконец, к этим же группам может быть отнесено значительное число видов Ориентальной области и многих островов Малайского архипелага вплоть до Сандвичевых островов (*S. Jolii*). Наиболее специализованы виды Палеарктической области; представители Неотропической области сохраняют больше архаических черт; обитатели Зондских островов ближе всего к неотропическим. В Северной Америке виды этих групп единичны и явно представляют дериваты палеарктической фауны, проникшие сюда в позднетретичное время. Таким образом, остаются два центра многообразия этих двух групп — в Евразии и Южной Америке. Родство евразийских и неотропических видов в обоих



Фиг. 4. Вероятные центры развития и предположительные пути миграций сем. *Simuliidae* в свете теории Кеппен-Вегенера: *A* — начало мезозоя; *B* — палеоген; *C* — неоген; 1 — область раннемезозойского формирования семейства; кружками обозначены места формирования глоссоптериевой флоры; стрелками показаны вероятные и преимущественные пути миграции, сыгравшие роль в формировании современного облика и распределения фауны *Simuliidae*

подродах и происхождение их от общего корня не могут подлежать сомнению. Но где первичный центр, когда произошло разделение и какими путями шла миграция — в данном случае сказать очень трудно. Можно лишь утверждать, что разделение произошло очень давно: по крайней мере в начале третичного периода эти два центра были уже разделены. За это говорит образование викарирующих групп в Евразии в обоих подродах, с характерным распространением у одной — Ангарский материк и Северо-западная Америка, у другой — Европа и Сонорская область.

Так, например, *Odagmia s. str.*, с центром разнообразия в Европе, связана отдельными видами с Сонорской областью. Викарирующий подрод *Gnus* имеет центр разнообразия в Восточной Сибири и близкую группу видов в Северо-западной Америке. Аналогично в подроде *Simulium* группа видов *S. tuberosum* распространена, подобно *Odagmia*, группа *S. venustum*, как подрод *Gnus*. Подобного рода распространение, очевидно, отражает следы раннетретичных условий: разъединения Европы и Америки Уральским рукавом и связи их с Америкой. На столь отдаленное существование этих комплексов в Южной Америке указывает их широкое здесь распространение, раздроб-

ление на ряд групп (*Ectemnapsis* End., *Psilopelma* End., *Simulium* Latr., *Trichodagmia* End.), а также нахождение в Австралии вида, родственного группе *Odagmia* (*S. ornatipes*). Конечно, в Неотропической области в этих группах есть виды, вернувшиеся сюда в послемиоценовое время, таковы, например, *Simulium pertinax* Coll, рассматриваемый как подвид *S. venustum*, распространенного по всей Палеарктике и Неарктике. Однако, разъединение основных комплексов произошло ранее, может быть во время существования домиоценовой связи обеих Америк, т. е. в мелу. С тех пор развитие этого комплекса протекало по крайней мере в четырех местах: в Южной Америке, Европе, Центральной и Юго-восточной Азии. Происхождение тяготеющих сюда видов Ориентальной области неясно, но есть некоторые указания на отдаленные связи с Неотропической областью. Северная Америка почему-то не представила благоприятных условий для развития этих групп. Зато в Северной Америке привился и процветает комплекс видов, группирующихся вокруг *S. vittatum*. Ближайшие и более архаичные родственники этой группы (*Ectemnapsis, Osilopelmia*) широко распространены в Южной Америке — первоначальной родине этого комплекса. Уже, очевидно, из Северной Америки (группа *S. vittatum*) в третичное время представители этой группы мигрировали в Европу (группа *Schönbaueria*) и уже в четвертичную эпоху заняли Азию. Подобное же распространение и, повидимому, аналогичные пути миграций свойственны двум небольшим группам: *Stegopterna* и *Friesia*. Наиболее архаичные формы (*Dasypelmoza, Acropogon*) в Южной Америке [австралийский вид *S. aurantiacum*, по Edwards (7), близок к *Stegopterna*], родственные им виды в Центральной и Северо-восточной Америке [*S.* (*Stegopterna*) *mutatum* Moll. и *S.* (*St.*) *permutatum*] и еще более близкие к последним видам — группа *Stegopterna* — в Европе, Восточной Сибири и Центральной Азии *S.* (*Stegopterna*) *duodecimatum* Rubx., *S.* (*Steg.*) *trigonium* Lundstr. и др.

Перечисленными группами исчерпываются главнейшие филетические ветви семейства *Simuliidae*. Остается неясным положение в системе и происхождение нескольких, преимущественно тропических и океанических (полинезийских), плохо описанных видов. Так, неясно положение и происхождение ряда видов с Мадагаскара и с Сейшельских островов. По данным Enderlein'a *S.* (*Stilboblax*) *speculiventris* с Сейшельских островов близок к *S.* (*Notolerpia*) *exgiua* Roub. из Венецуэлы. Нам представляется это ошибочным, и по известным признакам *S. speculiventre*, как и мадагаскарские виды, должны быть отнесены к эфиопской фауне. Мало понятную, отдаленную связь обнаруживают три обособленно стоящих вида: *S. xantinum* (Гибралтар), *S. rubritorax* (Бразилия) и *S. jolyi* (*laciniotum* Edw.) с Новогебридских островов и о. Фиджи.

Резюмируем вышесказанное о вероятных центрах развития и направлениях миграций семейства *Simuliidae*. Первоначальной областью формирования семейства явился африкано-бразильский материк, вероятно, его южная часть, может быть в центрах формирования глоссоптериевой флоры (фиг. 5). Здесь и до сих пор сохранились более или менее архаичные остатки почти всех главнейших филетических ветвей семейства.

Уже в середине мезозоя, с распадением Гондванны и северных континентов на ряд изолированных материков, возникает сперва

разделение комплекса на африканский и южноамериканский, почти одновременно из последнего выделяется австралийская фауна. Во второй половине мезозоя в разное время отдельные ветви семейства мигрируют из южных материков в северные. К концу мезозоя на южных и северных материках определяется уже ряд центров преимущественной эволюции той или иной группы, из которых в течение третичного времени сформировались все ныне существующие подродовые филетические ветви. Главнейшими областями развития являются следующие: Эфиопская область с автохтонной фауной, из которой вышли группы *Eusimulium, Nevermannia* и *Wilhelmia*. Пред-

Фиг. 5. Главнейшие центры развития и вероятные пути миграции *Simuliidae* на карте современного расположения материков. Пунктиром обозначены мезозойские связи и направления миграции; прерывистой линией — палеогеновые; сплошной — неогеновые связи. Стрелкой показаны направления миграции. Кружками обозначены вероятные области развития; цифры в них обозначают историческую последовательность областей преимущественного развития семейства

ставители этих ветвей в конце мезозоя — начале третичного времени — мигрировали частью в Европу (*Wilhelmia*), частью в Азию (*Eusimulium*) и образовали здесь викарирующие группы, вторичные центры развития которых лежали в Средиземноморской области [для *S.* (*W*). *equinum L.*] и в Центральной Азии (для *Astega*). *Eusimulium* развивались, повидимому, в Европе и в Ангариде. В раннетретичное время эти группы дали миграции в Северную Америку, в позднетретичное время начался обмен между Европой и Азией, собственно, с одной стороны, между ангарским материком и Северной Америкой — с другой. В четвертичное (ледниковое?) время отдельные виды проникли в Ориентальную область и Южную Америку. В ледниковое же время эмигранты Северной Америки в Ангариду отнесены в Центральную Азию и здесь сохраняются ныне в виде реликтов. Часть европейских видов, повидимому, преимущественно в это же время заселяет Северную Африку. В послеледниковое время холодолюбивыми видами заселена вновь Бореальная подобласть. Ориентальная область снабжалась эмигрантами из Евразии как в раннетретичное, так и в позднетретичное и, повидимому, даже в четвертичное время.

Все остальные главнейшие группы (*Prosimulium, Simulium, Odagmia, Schönbaueria, Friesia, Stegopterna* и др.) являются еще мезозойскими выходцами из Южной Америки. Часть этих групп развивалась на месте и дала ныне существующие ветви, викарирующие подродам и родам северного полушария. Так, неотропический *Sigantodax* может рассматриваться викарным родам *Prosimulium* и *Astega* в северном полушарии; *Psilopelmia*, аналог европейской *Schönbaueria* и североамериканской группы *S. vittatum Dasipelmoza* и *Acropogon* викарирует с *Friesia Ectempapsis*, с бореальной *Simulium*, *Trichodagmia*, с средиземноморской *Odagmia*. В Северной Америке развивается группа *S. vittatum*, а в Европе викарирующая группа *Schönbaueria*. Центром развития группы *Odagmia* явилась Средиземноморская подобласть, для викарирующей группы *Gnus* — Палеархеарктическая подобласть. Подобным же образом разделились области преимущественного развития группы *Simulium*. *Stegopterna*, *Friesia* и группа *S. vittatum* развиваются в Северо-западной Америке и отсюда в позднетретичное время мигрируют в Европу. Из Европы идет встречная волна в Северо-восточную Америку из групп *Simulium* и *Odagmia*. В Северо-западную Америку мигрируют обратно виды подрода *Gnus*. Отдельные представители группы *Simulium* этим же путем (через Берингову Землю) проникают через Северную в Центральную и Южную Америку. В позднетретичное время вторично осуществляется частичный обмен фаунами между Южной Америкой и Австралией. В настоящее время областями наибольшего процветания семейства и центрами формообразования являются Центральная Азия (Палеархеарктическая подобласть) и Северная Америка.

III. Основные направления морфологической эволюции

Мы коснемся здесь изменений и тенденций развития некоторых органов у *Simuliidae* только в третичное время, ибо достаточные палеонтологические свидетельства имеются, только начиная с конца эоцена — олигоцена. Мезозойские свидетельства настолько скудны и отрывочны, что для сколько-нибудь обоснованных суждений о путях эволюции отдельных органов их совершенно недостаточно. Само собой разумеется, что для суждений об эволюции того или иного органа, наряду со скудными палеонтологическими данными, мы будем пользоваться более доступным и обширным материалом об эмбриональном развитии и сравнительно-анатомическим обзором различных групп семейства.

Начнем наш обзор со взрослого насекомого и продолжим фазой личинки и куколки.

Общие размеры представителей семейства увеличиваются: почти все олигоценовые виды имеют размеры от 1,5 до 3,5 мм, среди ныне живущих преобладают формы со средними размерами около 2—4 мм. Увеличение, как видим, чрезвычайно незначительное. Интересно при этом отметить, что наиболее крупные формы (5—6 мм) встречаются среди самых архаичных холодолюбивых горных обитателей Палеарктики (р. *Prosimulium*). Напротив, наиболее мелкие виды (1,5—2 мм) известны из тропических областей земного шара и относятся к числу наиболее прогрессивных ветвей. Весьма вероятно, однако, что здесь различия в размерах зависят не столько

от исторического возраста, сколько от экологических условий: крупные виды — обитатели умеренного пояса и холодных родниковых вод, вторые — жители тропиков.

В общей форме тела намечающиеся изменения могут быть резюмированы как потеря хирономоидного облика: туловище становится более коротким и округлым, голова увеличивается, ноги укорачиваются и становятся массивнее и т. д. Хирономоидный облик сохранился доныне у некоторых архаичных видов рода *Prosimulium* и свойственен лишь немногим из олигоценовых — миоценовых [*Simulium* sp. Guèrin, (9)], а также мезозойской *Pseudosimulium humidum* Brodie. Большинство олигоценовых видов имеет уже отношение размеров тела, весьма близкое к современному, например, описанная мною *Simulium oligocenicum* из балтийского янтаря. Диаметр головы упомянутого вида достигает диаметра спинки, глаза слиты по лобному шву и разделяются на macroomattium и microomattium, как у большинства ныне живущих видов. Повидимому, рудиментарным строением необходимо считать отсутствие лобного шва у ♂♂ некоторых южноамериканских видов [*S. femineum* Edw. (7)], недифференцированность глаз у ♂♂ на macroomattium и microomattium (как, например, у североамериканского реликта *Parasimulium furcatum* и южноамериканских *Cnesia*, *Archicnesia* End.) и относительно небольшие размеры головы, как, например, у *Pros. ferrugineum*. У ♀♀, напротив, лобный шов расширяется, особенно в центральной части головы, между усиками.

Чрезвычайно интересная тенденция намечается в развитии усиков. В отличие от большинства двукрылых здесь имеется вторичное увеличение числа члеников. Это подтверждается палеонтологическими, эмбриологическими и сравнительно-анатомическими данными. У *S. oligocenicum* Rubz., *S. pulchella* Meunier, *S. affinis* Meunier и др. из нижнего и среднего олигоцена усики имеют по 10 члеников, хотя большинство ныне живущих видов этих же или близких филогенетических ветвей имеют по 11 члеников. Исключение представляют: австралийский род *Austrosimulium* Tonn (8), ориентальный вид *S. varicorne* Edw. (9), имеющие по 10 члеников, и североамериканский вид *Pros. novum* Dush. с 9 члениками. Исследуя развитие усиков в онтогенезе у широко распространенного палеарктического вида *S. latipes*, мы нашли, что вначале закладывается 9 члеников, затем перед окончательным оформлением imago в куколке разделяются надвое третий от основания и предпоследний членики, в результате чего образуется 11 члеников у взрослых. Интересно, что это увеличение числа члеников может осуществляться не непременно дроблением третьего и предпоследнего члеников, но и других. Так, у африканского *S. impucane* de Meill. (10) усики самок во взрослом состоянии имеют третий членик разделенным не до конца (см. рис. 2, табл. 30, Publ. S. Afric. Inst. Med. Res., 1936, 209). У *S. pseudomedusaeformis* de Meill. подобным же образом делится (с неоконченным делением у взрослых насекомых) седьмой членик от основания.

Таким образом, увеличение числа члеников с девяти до одиннадцати осуществляется различным образом и останавливается на различных стадиях.

Также весьма характерной в эволюции усиков является тенденция сближения и укорочения члеников, особенно отчетливая у самок. У половины олигоценовых видов членики усиков продолговаты и широко расставлены друг от друга, придавая усикам четкообразный

вид. Подобное строение усиков среди ныне живущих видов наблюдается редко; оно особенно отчетливо у описанного нами растительноядного (некровососущего) реликта *Pros. alpestre* и отчасти выражено у некоторых тропических видов, например, у того же *S. pseudomedusaeformis* из экваториальной Африки. Подобный же характер (отчетливая расчлененность) наблюдается при эмбриональном развитии у всех видов.

В эволюции ротовых придатков самок наибольшую пластичность и изменчивость еще и в настоящее время обнаруживают максиллы, мандибулы и щупики. Развитие максилл и мандибул идет в направлении дальнейшей дифференцировки, увеличения числа и крепости режущих и рвущих зубцов, очевидно, в связи с переходом самок к кровососанию с растений, амфибий, рептилий и птиц на млекопитающих. Щупики при этом, особенно в более ксерофитных условиях в южных широтах, удлиняются и усложняются, причем наибольшей дифференцировке подвергается второй от основания и последний вершинный членики. Второй членик, в котором заключен чувствительный орган, утолщается, центральное темное пятно увеличивается и отчетливо дифференцируется на два внешне различных слоя: темный наружный пигмент и внутреннюю светлую часть. Вершинный членик сильно утончается и вытягивается, особенно у кровососов. Указанная тенденция развития, конечно, в деталях модифицируется географическими и наследственными факторами у разных ветвей, но в общих чертах свойственна представителям семейства, переходящим к кровососанию. Намеченная тенденция развития подтверждается исследованием онтогенеза у ряда кровососущих видов и сравнительно-анатомическим исследованием большого числа видов. Наиболее примитивное строение перечисленные ротовые придатки обнаруживают у *Prosimulium alpestre* D. u. R.— вида, явно некровососущего, отчасти у *Stegopterna duodecimatum* Rubz. и др., которые вокруг млекопитающих не зарегистрированы и пищевыми объектами которых, повидимому, служат амфибии и птицы. Морфологический характер ротовых придатков, наблюдаемый у ныне живущих видов, сложился очень давно и уже у некоторых нижнеолигоценовых видов, как, например, у *S. oligocenicum* Rubz., он выглядит, как у современных кровососущих видов. У других олигоценовых видов, как, например, у *S. pasithea*, хоботок относительно сильно вытянут.

Переходя к строению груди и ее придатков, необходимо в первую очередь остановиться на весьма существенных изменениях, которые претерпевает крыло, начиная уже с нижнеолигоценовых форм. Общие тенденции исторического развития крыла у *Simuliidae* сводятся к следующему: по внешнему контуру крыло становится короче и шире, что осуществляется через сильное расширение анального поля. Так, если у ныне живущих видов отношение длины крыла к ширине равно примерно 2 : 1 или того менее, у нижне- и среднеолигоценовых (*S. pulchella* Meun., *S. affinis* Meun., *S. pasithea* Heyd., *S. species* Guèrin) это отношение равно приблизительно 3 : 1 и более. Правда, уже среди среднеолигоценовых и миоценовых форм (*S. importuna* Meun., *S. oligocenicum* Rubz.) встречаются виды с отношением длины крыла к ширине, как у большинства ныне живущих. Среди современных видов относительно вытянутое крыло известно лишь у одного реликтового вида *Pros. ferrugineum*, но и

здесь отношение длины к ширине равно примерно $2^1/_2$. В качестве жилок и их расположении происходят также вполне определенные изменения. Наиболее общим является исчезновение третьей ветви радиуса: r_2 или r_3. У большинства современных видов радиус представляется двуветвистым, так же как и у известных олигоценовых форм. Лишь наиболее архаичные по совокупности признаков и бедные видами роды *Prosimulium* и *Parasimulium* имеют радиус с тремя ветвями. Однако, исследование крыла в онтогенезе (по зачаткам его у личинки и куколки) показывает, что r_{2+3} у всех видов представляется в зачатках крыла всегда раздвоенной, т. е. радиальный ствол представлен тремя трахейными ветвями, из которых одна у imago исчезает. При этом исчезнуть может или передняя ветвь r_2, как это наблюдается у неотропической ветви (*Gigantodax sp.*), или задняя r_3, как это происходит у палеарктических и неарктических видов, имеющих во взрослом состоянии заднюю радиальную ветвь простую. Этот ход замещения двух жилок одной подтверждается характером опушения остающейся жилки, так как передняя вогнутая всегда опушена снизу, а задняя выпуклая несет волоски лишь сверху; в зависимости от исчезновения передней или задней ветви радиус оказывается опушенным или только снизу или только сверху. Таким образом, у всех палеарктических видов радиус в вершинной половине с исчезновением задней жилки оказывается опущенным лишь снизу; обратное наблюдается у рода *Gigantodax*, где исчезает передняя жилка и остающаяся опущена сверху.

Повидимому, в связи с расширением крыла за счет растяжения анального поля находится появление ложных жилок между m_2 и cu_1. Эта ложная жилка, вилообразно разветвленная, имеется уже у олигоценовых видов (*S. oligocenicum* Rubz.). Среди ныне живущих видов аналогичные ложные жилки появляются и перед и после *cu*.

Также вполне определенным представляется характер происходящих изменений в опушении крыла. Более или менее однообразные волоски, покрывающие четыре передние жилки крыла, сохранились недифференцированными лишь у более консервативного рода *Prosimulium* и наблюдается в онтогенезе на зачатках крыла у более прогрессивных видов рода *Simulium*. У imago большинства современных видов волоски дифференцируются; часть волосков превращается в шипики, последние ранее появляются, начиная с вершины костальной и радиальных жилок, и, постепенно увеличиваясь в числе, они покрывают всю субкостальную жилку и вершинную половину радиальных. Основание радиуса почти у всех прогрессивных ветвей (*Simulium, Odagmia, Wilhelmia* и др.), наоборот, совершенно утрачивает и волоски. Указанный процесс замещения волосков шипиками произошел очень давно, так как, например, у *S. oligocenicum* наблюдается уже отчетливый ряд шипиков на вершине костальной жилки.

Общим фактом в эволюции крыла *Simuliidae* является исчезновение базальной ячейки (у основания *m* и *cu*). Подтверждается это нахождением базальной ячейки лишь в онтогенезе на зачатках крыла большинства ныне живущих специализированных видов, а также сохранением ее у imago наиболее архаичных форм (*Prosimulium, Parasimulium, Astega*).

Наиболее значительные и быстрые изменения, даже за третичное время, претерпевают ноги. Направления эволюции здесь весьма

различны, но есть в них и нечто общее. Одной из таких наиболее общих особенностей являются относительное укорочение и утолщение ног и затем более быстрое развитие передней пары по сравнению с задней. Нижнеолигоценовые виды (*S. pulchella* Meun.), а также *S. species* Guèrin из сицилийского янтаря (средний олигоцен) имеют сравнительно удлиненные ноги, причем задняя пара длиннее передних. Среди ныне живущих подобный хирономоидный характер ног сохранился лишь у некоторых наиболее примитивных видов рода *Prosimulium*. Сильнее всего изменяются первые членики передних и задних лапок, отчасти последующие членики лапок, особенно задней. Наблюдающиеся здесь изменения довольно различны и зависят по характеру, повидимому, более от генотипических особенностей филетической ветви. Общим в этих изменениях, свойственным всем ветвям, является удлинение и сильное развитие первого членика лапок. В некоторых группах он уплощается и сильно расширяется: у подрода *Simulium* — членик передней лапки, у *Eusimulium* — членик задней лапки. Все олигоценовые и миоценовые виды имели сравнительно короткий и тонкий метатарзус, и он свойственен в известной мере и теперь нижестоящим группам (*Prosimulium*). Наиболее разнообразной и сложной дифференцировке подвергается задний конец первого членика задней лапки. Здесь развивается выступ, повидимому, с чувствительными функциями, достигая наибольшей величины и сложности у групп, стоящих в весьма отдаленных ветвях естественной системы семейства (например, у *Austrosimulium* и *Simulium*).

В онтогенезе этот признак закладывается и оформляется очень поздно — на самых последних стадиях развития куколки. Повидимому, столь же поздним приобретением семейства является чувствительная бороздка на втором членике задних лапок, отчетливо развитая лишь у некоторых наиболее специализированных групп, иногда весьма удаленных в системе. Форма бедер и голени, а также вершинных члеников лапок не обнаруживает никаких существенных отличий по сравнению с олигоценовыми видами. Особенную устойчивость, соответствующую, повидимому, филогенетической древности этих признаков, обнаруживают коготки. Три типа их (коготок простой, коготок с мелким зубцом у основания и коготок с крупным зубцом) встречаются одинаковыми как у ныне живущих, так и у олигоценовых видов. Прослеживая их развитие в онтогенезе, можно считать, что они закладываются очень рано и сразу же напоминают свою окончательную форму. Можно еще отметить, что деление семейства по строению коготков разделяет виды в наиболее естественные по совокупности группы, что также свидетельствует о филогенетической древности и устойчивости этих признаков.

Брюшко у ныне живущих видов, по сравнению с олигоценовым, претерпевает существенные изменения. Эволюция здесь, повидимому, связана с характером питания и идет в направлении замены упругих и нерастяжимых хитиновых пластинок тергитов и стернитов тонкой мембранозной перепонкой.

У верхнеолигоценового *S. pasithea* и некровососущих и слабо специализированных ныне живущих представителей р. *Prosimulium* (*P. alpestre* D. u. R.) тергиты и стерниты средины брюшка еще составляют около трети сегмента и более. У большинства ныне

живущих, особенно у наиболее специализированных видов из р. *Simulium*, тергиты и стерниты середины брюшка редуцировались до небольших квадратных пластинок. Наибольшей редукции подвергаются 2, 3, 4 и 5-й стерниты и 3, 4 и 5-й тергиты, против которых располагается diverticulum. У большинства специализированных ныне живущих видов 2-й стернит исчезает совершенно, хотя в онтогенезе у куколки его еще легко можно различать. Остатки тергитов и стернитов связываются сравнительно тонкой и растяжимой мембранозной перепонкой, позволяющей сильное растяжение брюшка, что, очевидно, является адаптацией при нерегулярном питании и большом количестве одновременно захватываемой пищи. Описываемая редукция нерастяжимых элементов брюшка зашла наиболее далеко у североамериканских и бореально-палеарктических видов и гораздо слабее выражена у видов Ориентальной, Неотропической, Австралийской и Эфиопской областей и особенно слабо у обитателей тропиков и океанических островов.

Наиболее разнообразные тенденции развития обнаруживают генитальные придатки. Именно здесь мы находим наибольшие морфологические различия между видами и естественными группировками видов. Говорить о какой-либо общей тенденции развития здесь очень затруднительно, так как каждая ветвь идет своими собственными путями, выявляя наиболее полно свои генотипические потенции именно в половых органах. Основываясь на сравнительно-морфологических данных, можно было сказать, что различие у большинства ветвей идет, с одной стороны, по линии дифференцировки у ♂♂ админикула и функционально связанных с ним опорных пластинок. Простой, широкий листовидный админикул, покрытый однообразными волосками, как у р. *Prosimulium* и *Parasimulium*, с недифференцированными зачатками замещается более сложным, сжатым с боков, вытянутым в медианной плоскости админикулом; волоски на нем дифференцируются на различного рода шипики, у более специализированных и высокостоящих групп последние перемещаются с наружной стороны на внутреннюю. Опорные пластинки при этом сильно, но своеобразно у каждой естественной группы развиваются то в один, то в несколько различно устроенных и расположенных шипов. Вальвы эволюционируют также своеобразно у каждой группы, причем редуцируется и специализируется то базальный, то вершинные членики. Насколько трудно уловить какую-либо приспособительную зависимость изменений в генитальных придатках от внешних условий, настолько она очевидна между строением мужских и женских гениталий. Так, у ♀♀ *Wilhelmia* генитальные пластинки вытягиваются в спиралеобразно закрученные ленты. В соответствии с этим вершинные членики вальв у ♂♂ сильно редуцированы до небольших крючков. Весьма отчетливо в гениталиях выступает также коррелятивная изменчивость в строении органов одного пола. Там, где, например, отсутствуют опорные пластинки (р. *Prosimulium*), сильно развиты шипы на члениках вальв, и наоборот, при дифференцированной и развитой системе опорных пластинок (*Wilhelmia, Odagmia*) шипики на вальвах исчезают, и последние упрощаются. Интересно отметить, что один и тот же орган — чувствительная бородавка на внутренней поверхности вальв — может развиваться то на базальном, то на вершинном членике вальв. Орган этот представляет, повидимому, новей-

шее приобретение семейства, судя по очень поздней закладке в онтогенезе, и имеется лишь у некоторых наиболее специализированных групп. При этом у *Simulium* и *Odagmia* он развивается у основания вершинного членика вальв, у *Wilhelmia* — на вершине базального.

Наиболее общей тенденцией развития мужских генитальных придатков в разных группах можно считать специализацию и дифференцировку позднейших вторичных образований вокруг админикула и переход к ним функций удержания брюшка самки при одновременной редукции вальв; так, шипики на конце последних уменьшаются в числе и совершенно исчезают у более высоко организованных видов.

Таким образом, для изоляции генитальных придатков весьма характерна относительная независимость их от условий внешней среды при большой пластичности вообще. Благодаря этому именно в этих органах наиболее полно выявляются генотипические потенции отдельных ветвей, и именно по гениталиям легче всего судить о филогенетических отношениях мелких таксономических групп.

Полную противоположность в этом отношении представляют наружные покровы и опушение. Несмотря на то, что и здесь, так же как и в гениталиях, обнаруживается чрезвычайно большое разнообразие, и по этим признакам иногда бывает легко различать близко стоящие виды, характер этих признаков очень мало говорит об истинных филогенетических отношениях. Наружные покровы и опушение обнаруживают чрезвычайную пластичность и изменчивость в зависимости от внешних условий обитания, и аналогичные детали развиваются у далеко отстоящих видов. В характере окраски хитина, его структурных особенностей и опушения легко обнаружить приспособленность к среде. Так, высокогорные и бореальные виды, иногда различных ветвей, образуют преимущественно темную окраску без серебристых пятен и более темное и редкое оттопыренное опушение. Напротив, обитатели степей и тропиков обычно образуют или различные серебристые отливы, светлую окраску пигмента или взамен этого густое, прилегающее более светлое опушение.

Необходимо, однако, отметить, что способность образовывать серебристые отливы является глубоко генотипической особенностью и свойственна не всем ветвям. Серебристые пятна могут образоваться у р. *Simulium*, *Wilhelmia*, *Odagmia* и никогда не образуются у *Prosimulium* и *Eusimulium*. Поэтому сходные задачи посветления решаются различными путями. Среди олигоценовых видов имелись виды обеих групп: с серебристыми пятнами и без них. Судя по характеру окраски и опушению, надо предполагать, что виды из олигоцена Европы являлись обитателями субтропиков или тропиков.

Обратимся теперь к личинке и куколке. Здесь мы весьма бегло остановимся только на некоторых немногих признаках, в которых направление развития можно установить более достоверно и которые представляют наибольший интерес для общих соображений. Голова или придатки у личинок весьма сложно развиты и в морфологическом отношении очень своеобразны, резко изолируя семейство *Simuliidae* от прочих *Nematocera*.

Среди придатков головы наиболее своеобразными путями развития идут органы улавливания пищи, так называемые премандибулы.

Они достигают необычайной сложности и представляют характернейший орган семейства. В онтогенезе эти органы возникают чрезвычайно поздно — на самых последних стадиях развития куколки. Закладываются в виде симметрично расположенных рядов щетинок на верхней губе; щетинки эти в числе 10—15 очень быстро растут, достигая к моменту вылупления личинки значительной длины. Дальнейшая дифференцировка этих щетинок, увеличение их в числе, образование на опорном столбике параллельных рядов иначе устроенных вееров происходит уже в процессе роста личинки. Окончательного развития этот орган достигает у вполне взрослых личинок, представляя собой очень сложную систему с рядом вееров, общее число которых доходит до 5—6.

При таком позднем развитии этих органов, несомненно, свидетельствующем об их недавнем филогенетическом появлении, представляется возможность по онтогенезу судить о некоторых путях их исторического развития. Возникнув в виде ряда щетинок, они увеличивались в числе, дифференцировались, приобретая пектинацию, вслед за этим возникали последующие ряды, судя по разнообразному строению, с иными функциями. Необычайной сложности этот орган достигает у специализированной группы *Simulium*, где мы насчитываем около 10 систем щетинок и вееров, большинство которых расположено на вентральной стороне и является функционирующими органами. Основной веер здесь имеет около 100 ветвей. Этот ход эволюции органа, намеченный нами на основании эмбриологического развития, подтверждается сравнительно-анатомическими аналогиями. Так, у личинок стенотермного и архаичного рода *Prosimulium* главный веер имеет всего лишь 35—40 ветвей, хотя при закладке и к моменту вылупления эмбриона насчитывается, примерно, то же исходное число щетинок, т. е. 12—15. Еще более примитивный тип строения этого органа, может быть в известной мере подвергшийся редукции, наблюдается у некоторых обитателей океанических островов, например у *S. tahitiense* и *S. oviceps* ([12]). У последнего всего около 19 ветвей в главном веере, дополнительные веера в меньшем числе и едва намечены. Бурное и, повидимому, продолжающееся развитие этого органа, очевидно, необходимо связывать с особым способом питания, вытекающим из сидячего образа жизни.

Из других придатков, также своеобразных и очень сложно устроенных, мы остановимся лишь на строении нижней губы (submentum). Исторические пути развития здесь яснее и представляют интересный пример неравномерности темпов развития в разных филетических ветвях. Исходным строением нижней губы является тип, ныне сохранившийся у многих хирономид. В схеме — это хитиновая пластинка с многочисленными более или менее однообразными зубцами, средние из которых выступают значительно вперед. Среди представителей *Simuliidae* эта схема строения наблюдается лишь у эмбрионов личинок, а среди взрослых — у ряда австралийских и полинезийских видов (*S. austrosimulia sp.-sp.*, *S. tahitiense*).

Эволюция нижней губы у личинок *Simuliidae* идет по пути редукции боковых зубцов, одновременно с сильным развитием срединного зубца и четвертых боковых. Последние сильно увеличиваются и вытягиваются вперед до уровня среднего или даже перерастают его. В результате получается характерная для личинок *Simuliidae* ниж-

няя губа, в которой выделяются три сильно развитых зубца, между ними по три мелких зубчика, а по сторонам и кзади от больших боковых имеется еще несколько мелких редуцирующихся зубчиков. Этот тип строения свойственен большинству видов. Дальнейший этап развития нижней губы заключается в том, что 9 передних зубцов начинают зазубриваться, увеличиваясь или уменьшаясь в размерах. Этот тип лишь едва намечен у наиболее специализированных групп (*Simu'ium, Wilhelmia*) и достигает наибольшего развития у рода *Prosimulium* — группы, по совокупности признаков в общем архаичной. Нам представляется вероятным, что наиболее далеко зашедшее развитие нижней губы зависит здесь не только от генотипических особенностей этой ветви, но и от особых условий обитания видов этой группы.

В заключение мы здесь еще укажем лишь на развитие органов прикрепления и передвижения и изменения в общей форме тела. Грудная ложная нога теряет свой билатеральный характер, выраженный более или менее отчетливо еще в эмбриональном развитии. Задняя присоска усложняется путем увеличения числа зубцов и редукции хитинового кольца, полностью охватывающего задний конец тела лишь у некоторых австралийских и неотропических видов (*Austrosimulium, Gigantodax*). Мощного развития достигают слюнные железы.

В общей форме тела происходят изменения, увеличивающие обтекаемость, за счет сосредоточения массы тела на заднем конце, уменьшения грудного отдела в противоположность тому, что наблюдается, например, у комаров.

Для куколки мы остановимся лишь на двух органах: строении дыхательных нитей и коконе. Дыхательные нити обнаруживают несколько самостоятельных линий развития, соответствующих главнейшим естественным группировкам видов. Все разнообразие строения дыхательных нитей может быть сведено к трем типам, которые удивительным образом напоминают три подобных же типа дыхательных органов у *Chironomidae*, в чем мы видим проявление отдаленного родства этих двух групп. Эти три типа следующие: a) от общего основания выходит несколько тонких нитей, b) на толстом стержне располагается много очень тонких нитей, c) как бы промежуточный тип — имеется несколько толстых полых выростов, которые иногда покрыты тонкими дыхательными нитями.

Эволюция здесь идет большей частью по пути сокращения числа нитей, причем процесс этот находится в очевидной зависимости от характера водного потока, главным образом от скорости течения. Чем быстрее поток, тем многочисленнее дыхательные нити у обитающих здесь видов. Наибольшее дробление дыхательных нитей наблюдается в том участке органа, где строением кокона определяется наиболее быстрый ток воды. Все более высоко стоящие и специализованные виды, обитающие, как правило, в более теплых и тихо текущих водах, обладают минимальным количеством дыхательных нитей: от 4 до 8. Напротив, сравнительно сложное строение этого органа наблюдается у групп нижестоящих, у стенотермных видов и обитателей экваториальных областей.

В развитом коконе намечается также несколько определенных путей, но о какой-либо преемственности форм здесь говорить нельзя: в зависимости от условий водного потока самые различные группы

строят внешне весьма сходные коконы. Можно, однако, утверждать, что наблюдаемый ныне кокон в виде гладкого, плотного тонкостенного кармана, с определенной для каждого вида структурой переднего края, развился из рыхлой массы паутинных нитей, сперва частично, а затем более полно прикрывавших тело куколки. Подобный примитивный кокон сохранился ныне лишь у некоторых весьма консервативных видов (*Stegopterna duodecimatum* Rubz., *Prosimulium hirtipes* Fries).

Наконец, в заключение можно было бы указать на характер происходящих изменений в экологии и биологии семейства. Imago у подавляющего большинства видов перешли к кровососанию на млекопитающих, у некоторых явно намечается специализация на человеке [например, *S.* (*Gnus*) *decimatum* Dop. и Rubz., *S.* (*Byssodon*) *transiens* Rubz., *S.* (*Simulium*) *venustum* Say) и др.]. Личиночные стадии, характеризующиеся в общем реофилией, стенотермностью и стенооксибионтностью, завоевывают все более теплые и тихо текущие водоемы. Наиболее прогрессивные массовые и широко распространенные виды развиваются преимущественно здесь и в крупных тихих реках, в то время как большинство горных и родниковых видов представляет сравнительно редких реликтов.

IV. О темпах эволюции в семействе

Темпы эволюции рассматриваемого семейства двукрылых вообще необычайно медленны. Возникнув в палеозое, обособившись от соседних семейств уже в начале мезозоя, семейство и до настоящего времени еще не успело распасться на отчетливо изолированные линии развития, и не без основания многие систематики пытаются объединить всех представителей семейства в один род. Почти все наметившиеся линии развития, рассматриваемые нами как роды и подроды, на протяжении третичного времени развиваются полифилетически, корни их уходят в мезозой и объединяются в начале мезозоя, а может быть в палеозое.

Наряду с этим семейство в целом во всех фазах развития отличается значительным морфологическим своеобразием и весьма отчетливо отделяется от ближайших родственных групп. Семейство необычайно однообразно лишь внутри себя. Подобная эволюция семейства, как нам представляется, находит наиболее естественное объяснение в своеобразных, но чрезвычайно однообразных условиях обитания. Внешняя, водная среда обитания трех первых, наиболее длительных фаз развития сравнительно однообразна в пространстве, однообразен характер и способ улавливания пищи, обязывающий к полусидячему образу жизни. Реофилия, стенотермность и стенооксибионтность являются специализацией к крайне тяжелым условиям существования, специализацией, также тормозящей эволюцию группы. Водная среда обитания устойчива в своих условиях и во времени. Отклонения от оптимальных средних, которые у *Simuliidae* всегда близки к порогу развития, легко компенсируются миграциями вверх или вниз в текущем водном биотопе. Тем не менее и во времени и в пространстве мы наблюдаем неравномерность темпов развития отдельных филетических ветвей. Неравномерны темпы развития отдельных видов, фаз, органов. Отдельные признаки и органы, в известной мере независимо от системы других органов, то уходят вперед, то

отстают в своей эволюции. Эти ускорения и замедления темпов эволюции вполне очевидно закономерным образом связаны с характером динамичности внешней среды. На примерах, почерпнутых из изучения нашего семейства, отчасти изложенных выше, мы попытаемся выяснить характер существующих здесь зависимостей и определить их значение для общих вопросов эволюции.

Из фактов, изложенных в первом и третьем разделах настоящей работы, можно было видеть, что историческое развитие семейства не было равномерным: оно имело периоды ускоренной эволюции с выделением и обособлением отдельных филетических ветвей, сопровождающейся, очевидно, более быстрыми изменениями морфолого-физиологического порядка.

Первое подобное ускорение эволюции, о котором сохранились скудные указания, должно быть отнесено к периоду выделения семейства из панорпоидного комплекса, на грани палеозоя и мезозоя. Из комплекса, лишь чрезвычайно отдаленным образом напоминающего наших насекомых, в течение триаса, а может быть ранее, выработались насекомые, появившиеся в лиасе, в формах, уже сравнительно близких к современным. Главнейшей причиной подобного ускорения эволюции можно считать вторичный переход к водному существованию, т. е. коренное изменение условий обитания.

Последующие ускорения в дроблении и эволюции комплекса наблюдались каждый раз после того, когда волна иммигрантов, в связи с менявшимися условиями в исходной области, попадала на новый континент, в новые, отличные и благоприятные условия развития. Так, в конце мезозоя образовались вторичные центры видового многообразия в Старом и Новом Свете северного полушария. Исторически все эти моменты разновременны в разных местах: начало мезозоя — возникновение семейства, средина юры — распадение единого комплекса в южном полушарии, конец мела — формирование северных американских центров развития, начало третичного времени — развитие европейского и ангарского комплексов, конец третичного и четвертичное время — интенсивный обмен между Евразией и Америкой, наконец, заселение Бореальной подобласти, формирование современной фауны. Однако, отсюда можно видеть, что каждый раз ускорение эволюции семейства совпадает или, вернее, предваряется усилением орогенетических процессов в земной коре и связанными с ними альтернативными изменениями климата и прочих условий существования: в перми — грандиозная Герцинская революция, похолодание и засуха, в юре — распадение материков, в мелу начинаются снова интенсивные горообразовательные процессы Лярамийской революции, длящиеся в течение всего последующего времени и вызывающие значительные нарушения климатических условий и изменение связей между материками. Северные и южные материки соединяются, широтные связи, наоборот, порываются с возникновением Атлантического океана, Берингова пролива и т. д.

Нельзя не поставить общий процесс эволюции в связь с этими историческими сменами условий существования, причем ускорение развития в общем каждый раз совпадает с более быстрыми изменениями среды, увеличение многообразия форм следует за увеличением гетерогенности среды. Присмотримся ближе к достигнутым ныне успехам эволюции у отдельных филетических ветвей в различных географических точках земного шара.

Наиболее примитивные и архаичные в целом виды сохранились в южном полушарии, в Австралии, Южной Америке, отчасти на некоторых океанических, экваториальных островах, особенно в области Малайского архипелага, несмотря на то, что именно в южном полушарии дольше всего развивается семейство. Все эти области, как известно, характеризуются наибольшим постоянством условий в далекой исторической перспективе. Напротив, наиболее прогрессивные и специализированные ветви и виды свойственны северному полушарию, особенно Европе и Северной Америке, где условия обитания на протяжении истории развития этих групп отличались особенным непостоянством и значительными сменами. Как на пример обратного порядка можно указать на виды Юго-восточной Азии и океанических островов Великого океана. Фауна Ориентальной области и Малайского архипелага составлена из дериватов Неотропической области и Евразии, выходцами из наиболее молодых и прогрессивных ветвей (*Simulium* и *Eusimulium*). Они проникли сюда сравнительно недавно и все успели непоправимо отстать даже в строении наиболее прогрессирующих органов, как, например, *S. tahitiense* и *S. oviceps* с о. Таити, как в большей или меньшей степени все виды этой области.

В самой Палеарктике наиболее архаичные формы связаны с биотопами наибольшего однообразия и исторической устойчивостью — с холодными горными ключами — и приурочены в виде реликтов к областям, с древнейших времен сохраняющим эти постоянные условия: в древнем темени Азии, в горах Калифорнии и Кордильерах (роды *Prosimulium* и *Parasimulium*). Все прогрессивные виды, с широким сплошным ареалом и массовым обилием, наоборот, завоевали сравнительно разнообразные и изменчивые во времени теплые ручьи и более крупные реки. Как показывают специальные наблюдения ([16]), смертность от колебаний внешних условий здесь гораздо выше, но тем не менее именно в этих динамичных условиях развиваются наиболее прогрессивные виды и ветви. Наибольшую пластичность, богатство расами, иными словами, наиболее интенсивный процесс видообразования ныне наблюдается в Средиземноморье и Средней Азии — там, где, как известно, условия обитания в последний геологический отрезок времени меняются особенно значительно.

Если обратиться к темпам эволюции отдельных органов, то здесь, с точки зрения намечаемой закономерности, наблюдается чрезвычайно большое количество очень интересных фактов.

Система органов, особенно внутренних и изолированных функционально от внешней среды, обычно обнаруживает консервативность, наоборот, внешние покровы, а также органы, функционально связанные с новыми или меняющимися условиями существования, обнаруживают необычайную эволюционную пластичность. Так, например, к числу наиболее быстро и прогрессивно развивающихся органов у личинки можно отнести премандибулы и прочие придатки головы, особенно субментум; у куколки столь же динамичными являются дыхательные нити и строение кокона; у imago — строение ног, кожные покровы и генитальные придатки. Трансформация органа происходит не вполне равномерно, а более или менее скачкообразно, причем ускорения эволюционного процесса падают на моменты изменения условий существования или смену функций

органов. Так, например, усики у imago, в известной мере независимо от общего прогресса организации, сохраняют первичный четкообразный вид с небольшим количеством члеников до тех пор, пока виды остаются растительноядными. С переходом к кровососанию усики укорачиваются, членики компактно прилегают один к другому. Этот процесс одновременно происходит как у кровососущих самок, так и у некровососущих самцов. Отсюда между прочим можно видеть относительность кажущейся независимости эволюции отдельных органов. Тем не менее представление о независимом развитии органов у эволюционистов широко распространено и основано на фактах неравномерности темпов эволюции отдельных признаков и органов в разных группах, неравномерности, обусловленной, конечно, факторами двоякого рода: внешней средой и генотопическими потенциями. Как на пример этого можно указать на развитие субментума у личинок.

Как уже указано было во втором разделе настоящей работы, эволюция субментума идет по пути дифференцировки зубцов, выдвигания боковых зубцов вперед, укорачивания срединных и последующего зазубривания всего переднего ряда зубцов.

Наиболее примитивное и наиболее совершенное строение этого органа наблюдается у групп, в целом наиболее архаичных. Промежуточное положение занимает форма этого органа у видов, в целом наиболее прогрессивных и специализированных. Так, наиболее первичные контуры субментума свойственны *Austrosimulium*, наиболее сложные — палеарктическим реликтам *Prosimulium*, промежуточные — у *Simulium*, *Eusimulium* и др.

Совершенно обратные отношения наблюдаются, если сопоставить эти группы со стороны развития так называемой пятки на первом членике задней лапки у imago. Коррелятивную связь субментума и этих сравнительно новых органов трудно предположить. Между тем наиболее прогрессивное развитие пятки имеет место, наоборот, у австралийских, в общем архаичных видов, в частности у *Austrosimulium*. Гораздо слабее этот орган развит у наиболее прогрессивных представителей *p. Simulium* и совершенно зачаточен у *Prosimulium*. Возможно, что сильное развитие этого органа, функционально связанного с субстратом, на котором насекомые питаются, в известной мере зависит от различий в фауне Австрало-американской и Палеарктической областей. Но, несомненно, следует из этого примера и то, что возможность развития органа зависит от потенций развития, заключенных в той или иной ветви: *Prosimulium* и *Astega* при сходных условиях питания не развивают в такой же мере пятки.

Следующим разительным примером ускоренной эволюции органа несоразмерной с темпами эволюции всего организма могут служить так называемые премандибулы — веерообразные придатки верхней губы, служащей для улавливания пищи. Возникая на последней стадии эмбрионального развития, эти органы очень быстро дифференцируются и еще значительнее усложняются в процессе личиночного роста. Если у свежеотродившейся личинки на столбике премандибул имеется всего 1—2 веера по 15—17 радиально расположенных ветвей в каждом, то у взрослой личинки насчитывается 6—7 различно и сложно дифференцированных систем вееров, причем число ветвей в некоторых из них возрастает до 90—100 и более. Несомненно, что

этот сложнейший орган, обусловливающий в известной мере характер всей эволюции семейства, в его настоящей форме, является новейшим органом, и с его возникновением связано выделение семейства из хирономоидного комплекса. В данном случае и сидячий образ жизни и необычайная генотипическая пластичность зачатков верхней губы, очевидно, в одинаковой мере способствовали бурному и ускоренному развитию этого органа. Коррелятивно за ними следовало развитие прочих придатков головы (мандибул, максилл, гипофаринкса), вместе с тем всей черепной коробки, обычно редуцирующейся у личинок мух при иных условиях питания.

Но даже и эта прогрессивнейшая система при попадании в устойчивые и богатые планктоном водоемы океанических островов быстро отстает, притом у ветвей, наиболее далеко ушедших со стороны развития премандибул в суровых и непостоянных условиях северного полушария. Так, *Simulium oviceps* Edw. имеет главный веер, состоящий всего из 12 коротких и слабых ветвей с очень слабо развитой пектинацией. Дополнительные веера почти совершенно не развиты. В связи с этим слабо развиты премандибулы и премаксиллы, clypeus очень сужен и черепная коробка недоразвита.

Очевидно, что у этих несомненных и довольно близких родственников весьма прогрессивной группы *Simulium* причину замедления темпов эволюции премандибул естественно искать не в таинственном, необъяснимом ослаблении генотипической пластичности и направленности развития, а в особых условиях обитания данного вида, может быть из-за постоянного здесь обилия планктона, для улавливания которого служат эти органы.

В приведенных примерах генотипические потенции и пластичность, с одной стороны, с другой — характер среды и ее динамичность, определяющие программу отбора, а вместе с тем направление эволюции органа, играют, очевидно, одинаково важную роль. В зависимости от изменения внешних условий и природы организма главенствующая роль то одной, то другой системы факторов меняется, и в результате мы наблюдаем ускоренную эволюцию то одного, то другого органа.

Примеры ускорения темпов эволюции признаков, в котором почти всегда преимущественное значение играет природа внешних условий и геологическая быстрота их альтернативной изменчивости, дают наружные покровы imago, особенно их окраска и опушение. Так, например, с попаданием вида в более теплые условия, где инсоляция выше, чем в северных широтах, наблюдается посветление у всех филогенетических ветвей. Однако, необходимо тут же указать, что, очевидно, в соответствии с генетическими потенциями видов эта задача посветления решается принципиально разными путями. У групп *Simulium* и *Odagmia*, групп далеко не родственных (североамериканских и европейско-азиатских по происхождению), генотипические задатки обнаруживают соответственную пластичность в самом хитиновом покрове. Хитин приобретает светлую окраску или меняет структуру поверхностного слоя так, что образуются более или менее крупные рефлектирующие серебристые пятна. Группа *Eusimulium* (развивавшаяся и вышедшая из Эфиопской области) таких потенций посветления хитинового покрова путем изменения структуры или окраски не имеет. При попадании в пустынные области видов этой группы общее посветление достигается сильным развитием густого

серебристого опушения, которое покрывает тело в виде белого войлока. Так же решают эту задачу в южных широтах виды группы *Wilhelmia*, совершенно не родственной *Eusimulium*.

Другим примером того, как в сходных внешних условиях и, очевидно, вследствие этого почти одинаковые результаты достигаются у видов и групп, совершенно не родственных, может служить строение и усложнения в строении кокона у куколки. Так, например, в быстрой воде, особенно, если куколки располагаются на камнях, кокон приобретает сапожкообразное строение у большинства групп (*Wilhelmia, Simulium, Odagmia, Eusimulium, Astega* и др.). У сравнительно примитивных видов Ориентальной области [ср. Edwards (9)] передний край кокона обнаруживает столь же совершенное строение, как у прогрессивных европейских *Simulium* и *Astega* [Рубцов(15)].

Столь же неожиданное сходство в высокосовершенном строении кокона обнаруживается у архаичных австралийских *Austrosimulium* с палеарктическими *S. (Eusimulium) latipes* mg и *S. (Eus) bicornis* Dop. u. Rubz.

Одинаково примитивное строение кокона обнаруживают виды совершенно не родственных групп (*Stegopterna* и *Prosimulium*), обитающие в устойчивых и сходных по режиму горно-родниковых водоемах. Очевидно, и здесь решающее значение в характере эволюции и более или менее совершенном строении органа, обычно расходящимся с общим уровнем филогенетического совершенства, принадлежит не генотипическим свойствам, а внешней среде. При этом, чем среда исторически динамичнее, тем быстрее меняется, совершенствуется или редуцируется орган, конечно, опять-таки в соответствии с генотипическими потенциями.

Примером неравномерной, ускоренной эволюции, в которой решающая роль принадлежит не внешней среде, а внутренней природе организма, могут служить половые органы.

Внешнее строение собственно половых органов (семенники, яичники, их придаточные железы и протоки) необычайно однообразно у всех видов, в соответствии с постоянством условий их расположения и общего характера функций. Напротив, наружные генитальные придатки обнаруживают необычайное многообразие строения. Соответственная эволюционная пластичность этих органов, очевидно, находится в связи с общей дивергенцией видов и определяется в первую очередь генотипическими потенциями и отличиями полов. В самом строении наружных генитальных придатков есть участки, эволюционно более стойкие, как, например, крючья админикула, остатки 10-го сегмента, базальные членики вальв и участки динамичные, как тело админикула, вершинные членики вальв, опорные пластинки.

Мы затрудняемся судить здесь о причинах различной эволюционной пластичности разных участков одного органа. Но очевидно, что и здесь ускоренное развитие связано с наиболее быстрыми изменениями функциональных задач, а также с необходимостью взаимного приспособления полов. В генитальных придатках как бы резюмируется видовая дивергенция, идущая, конечно, в самых различных направлениях, с различной скоростью, в соответствии с генотипической пластичностью и геологической динамичностью внешней среды.

Мы приходим, таким образом, к выводу, отнюдь не новому, что

неравномерность темпов эволюции отдельных органов, признаков у разных видов и разных фаз одного вида является основным правилом эволюционного процесса. Здесь нам хотелось подчеркнуть зависимость темпов эволюции признака органа вида и т. д. не только от генотипических потенций вида, но в столь же значительной мере от исторической динамики внешней среды. Чем динамичнее и альтернативно изменчивее в историческом аспекте среда, тем быстрее совершается процесс эволюции при прочих равных условиях. Это положение достаточно оценено палеонтологами — представителями науки, с фактами и закономерностями которой необходимым образом должны быть согласованы все эволюционные теории.

Переоценка значения генотипических основ организма для процесса эволюции по сути своей антиисторична. Она основывается на фактах, полученных вне действительных условий эволюционного процесса, т. е. условий исторических. Генотипическая определенность организма является продуктом истории и, как таковая, меняется в историческом процессе. Утверждая особое значение исторической динамичности внешней среды для темпов эволюции, мы вместе с этим отнюдь не разделяем ламаркистской точки зрения. Наше утверждение базируется на подчеркивании исторических моментов в дарвиновской концепции эволюции. Механизм ускорения эволюционного процесса в исторически динамичной среде под углом теории естественного отбора можно представлять следующим образом.

Всякое длительное изменение условий существования меняет, так сказать, программу отбора и делает его более острым орудием. Измененная среда оказывается неблагоприятной для большинства господствовавших видов. Они сокращаются в численности, а частью сходят с жизненной сцены, как это наблюдается и сейчас. Для некоторых видов, наоборот, создаются в изменившейся среде оптимальные условия, и они занимают освобождающееся жизненное пространство, увеличивая численность, расширяя ареал, а вместе с тем возможности дивергенции и новообразований.

Другая сторона эволюционного процесса в динамичных условиях, не менее важная и ведущая также к ускорению темпов, заключается в следующем. Динамичные условия как со стороны диапазона колебаний, так и еще более со стороны альтернативной изменчивости предъявляют более высокие требования пластичности организмов. Экологический облик видов, в частности пластичность в самом широком смысле, по всем данным обнаруживает столь же значительную наследственную устойчивость, как и признаки морфологические, и, очевидно, вырабатывается исторически, в процессе эволюции так же, как и морфологические признаки. В динамичной и меняющейся среде, наряду с более интенсивным процессом отмирания, у части видов вырабатывается пластичность, обладание которой оказывается необычайно благоприятным в смысле перспектив дальнейшего развития вида.

Широкое географическое распространение, являющееся залогом дивергенции видов, очевидно, зависит не столько от активных способностей распространения, сколько от пластичности видов в самом широком смысле, физиологической — в первую очередь. При наличии пластичности организм распространяется чрезвычайно широко, исторически — в очень короткое время создавая предпосылки для

своей трансформации. Наоборот, мы знаем, что виды стенотопные, реликтовые, обязаны своим ничтожным ареалом не ограниченным активным способностям распространения, а отсутствию физиологической гибкости, приводящей их в новых условиях к быстрой гибели.

Пластичность, вырабатывающаяся как приспособление в исторически динамичных условиях, оказывается весьма благоприятной также для численности. Виды пластичные именно благодаря этому свойству, как правило, являются видами массовыми. Высокая численность вида, как показывает математическая разработка теории отбора([17]), оказывается обстоятельством, благоприятным для дальнейшей его эволюции. Отбор в популяции с большой численностью имеет больше шансов найти нужное уклонение. Борьба за существование здесь более жестока.

С другой стороны, накопляется все более указаний на то, что и сама изменчивость возрастает в динамичных и исторически уклоняющихся условиях. Это в свою очередь облегчает формообразующую роль отбора. Таким образом, изменение условий означает иную программу отбора из числа менее специализированных и более пластичных видов. Так, возрастание динамичности среды и исторически длительные уклонения ее ведут к ускорению темпов эволюции организмов.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Brodie, Fossil. Insecten, 33: 121, t. 3 f. 8, 1845.
[2] De Meillon B., South African Simuliidae, P. III. Publ. South afric. Inst. f. Medical Research. vol. VII, 208–215, 1936.
[3] Edwards F. W., Marquesan Simuliidae. Pacif. Ent. Surv. Publ. 1, 103—109, 1932.
[4] Edwards F. W., Tahitian Simuliidae, Pacif. Ent. Surv. Publ. 6, 35—38, 1933.
[5] Edwards F. W., The *Simuliidae* (Diptera) of Java and Sumatra. Arch. für Hydrobiol. Suppl., B. XIII, 92–138, 1934.
[6] Edwards F. F., Diptera of Patagonia and South Chile. P. 11 Simuliidae, London, 1931.
[7] Enderlein G., Der heutige Stand der Klassifikation der Simuliiden. Arch. klassifik. phylogen., Entomologie, B. 1, L. 2, 1930.
[8] Forster., Mitt. oligocenicum. Abh, Geol. Spezialk. Elsas. 111, 467, t. 14, f. 11, 1891.
[9] Guérin M., Rev. Zool., 170, 1838.
[10] Handlirsch A., Die Fossilen Insecten, Leipzig, 1908.
[11] Meunier, Jahrb. d. Kgl. Preuss. Geol. Landesanst., p. 397, 1903.
[12] Tonnoir A. L., Australasian *Simuliidae*. Bull. Ent. Res., XV, 213—255, 1925.
[13] Мартынов А. В., Ручейники, М.—Л., 1924.
[14] Рубцов И. А., Мошки (*Simuliidae*) СССР; их систематика, географическое распространение, биология и экология (печатается в «Фауне СССР»).
[15] Рубцов И. А., Новый вид мошки (*Simulium oligocenicum* sp. n.) из янтаря, ДАН, т. № 8 (14), 353–355, 1936.
[16] Рубцов И. А., Условия массового размножения мошек (печатается).
[17] Холден, Факторы эволюции, М. 1935.

I. A. RUBZOW. ZUR EVOLUTION DER KRIEBELMÜCKEN (*SIMULIIDAE DIPTERA*)

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Entwicklung der Vorfahren *Nematocera*, zu denen auch die Vorfahren der *Simuliidae* gehören, steigt zur paläosoischen Ära hinauf. Die Ausscheidung dieser Familie aus dem hironomoiden Komplex soll zum Ende des Perms und Anfang der mesozoischen Ära bezogen werden.

2. Die wichtigsten und glaubenswürdigsten Richtungen der morphologischen Evolution während des Tertiärs können bei kleinen Fliegen zu

dem Folgenden zusammengeführt werden. Die Dimensionen vergrössern sich unbedeutend. Das hironomoide Aussehen wird durch ein mehr kompakter Körperbau mit einer Verkürzung und stärkeren Entwicklung der Beine ersetzt. Die Dimensionen des Kopfes werden grösser. Die Augen bei den Männchen werden noch weiter auf *macrommatium* und *micrommatium* differenziert. Die Zahl der Gliedchen auf den Fühlern steigt von 9 bis 11. Paternosterförmiges Charakter der Anordnung der in die Länge ausgestreckten Gliederchen wird durch deren Verkürzung und mehr kompakte Verkupplung ersetzt. Die Tastern verlängern sich, das empfindliche Organ auf dem zweiten Gelenkchen wird mehr kompliziert. In den Flügeln verschwindet einer der Zweige des Radius (r_2 oder r_3). Cu_2 verkrümmt sich immer mehr und mehr S-förmig. Die eintönige Behaarung der 4 vordern Äderchen differenziert sich, ein Teil der Härchen verschwindet, der andere wird durch Stächelchen ersetzt; die Basalzelle wird endgültig reduziert. Die Beine werden kürzer und dicker. Besonders bedeutende Umänderungen erlitten die ersten Gelenkchen des Vo der- und Hintermetatarsen; sie werden nicht selten mehr flach; auf dem hinteren Metatarsus entwickelt sich nicht selten eine Fersenspatel und auf dem zweiten eine kleine Furche (pedisulcus). Die Behaarung des Leibes differenziert sich. Bei den Larven geschieht die weitere Entwicklung der premandibulender Organe des Erhaschens der Nahrung, die an der Oberlippe sich entwickeln.

Alle übrigen Zusätze des Kopfes werden mehr kompliziert, die Kopfkapsel vergrössert sich. Besonders interessante Komplizierung erduldet die Unterlippe, deren Zacken differenzieren sich, die Seitenzacken rücken sich nach vorne und zergliedern sich zum zweiten mal. Das vordere falsche Bein verliert die Spuren des bilateralen Charakters des Baues. Es geschieht eine weitere Verkürzung und Verdickung des Hinterleibes, mit einer Entwicklung und Komplizierung der Verfestigungsorgane. Bei der Puppe sehr kennzeichnend ist die Abnahme der Zahl der Atemfädchen. Der Kokon wird mehr kompakt und glatt, und an der Vorderende entwickeln sich mehr und mehr komplizierte Strukturausbildungen.

3. Die Evolution des ökologischen Äusseren geschieht auf dem Wege des mehr breiten und vollständigen Überganges von den Pflanzen zu der Ernährung der Weibchen auf den Säugetieren. Die Larvenentwicklungsstufen erobern mehr warme und stil'e Wasserbehälter.

4. Der erste Ursprungsort der Entwicklung dieser Familie war das afrikano-brasilisches Festland. In der Mitte der mesozoischen Ära zerfiel der Komplex mindestens in drei sich abgesondert entwickelnden Teile: australischer, äthiopischer und amerikanischer. Gegen Ende des Mesozoikum bilden sich die Stammorte der Entwicklung der Familie auf den nördlichen Kontinenten. Nord-Amerika diente als Ort der Entwicklung der Gruppe *Prosimu ium* und *S. vittatum*. In Europa entwickelten sich Odagmia, Wilhelmia, Schönbaueria und teils Nevermania und Simulium. Die Vikargruppen Gnus, Simulium, Eusimulium entwickelten sich in Angarida. Die bedeutendsten Migrationen fanden gegen Ende des Mesozoikums und zu Anfang des Tertiärs statt und gingen in der Richtung von den südlichen Kontinenten zu den nördlichen. Während des Tertiärs die grösste Bedeutung für die Fauna der nördlichen Hemisphäre hatten die Migrationen zwischen Eurasien und Nord-Amerika, die in beiden Richtungen gingen. Die Beziehungen existierten am längsten durch das Beringsland; durch diesen Weg ein Teil der Gattungen durch-

drang schon während des Quartärs zurück in die Süd-Amerika. Der Umtausch zwischen den Faunen der Europa und Asien, der ihren heutigen gemischten Charakter kennzeichnet, begann erst seit Miozän. Heutzutage das Gedeihen der Familie und ihre intensivste Entwicklung finden in Eurasien und Nord-Amerika statt.

5. Die Tempos der Evolution der Familie sind sehr langsam. Es wird unter verschiedenen filetischen Zweigen und einzelnen Gattungen, in verschiedenen Entwicklungsstufen und auch für einzelne Merkmale und Organe deutlich eine Ungleichmässigkeit der Tempos der Evolution beobachtet. Als progressivsten erweisen sich die Gattungen der nördlichen Hemisphäre, besonders in Biotonen mit den historisch schwankenden Lebensbedingungen. Einen grösseren Konservatismus zeigen die Gattungen Süd-Amerikas, Australiens und des Orientalgebietes und besonders der Inseln des Stillen Ozeans.

Am schnellsten evolutionieren die Hautbedeckungen, Beine, Antennen, Organe der Erhaschung der Nahrung, Atemorgane bei den Puppen und der Schutzüberzug (Kokon), äussere genitale Zugaben, alle Organe, die sich in einer Funktionalbeziehung mit den sich historisch dynamisch verändernden Lebensbedingungen befinden.

Eine Erklärung zu diesem giebt die Darwinsche Konzeption der Evolution, laut deren in veränderten Lebensbedingungen erhöht sich einerseits die Veränderlichkeit der Organismen, und andererseits verändert sich das Programm der Auswahl und erhöht sich ihre Bedeutung. Die Veränderung der Lebensbedingungen führt zum Wechsel der Herrschaft unter einigen Gattungen, zur Erhöhung der Plastizität und der Zahl der verbleibenden Gattungen, zu einer grossen geographischen Verbreitung der letzteren und im Zusammenhang damit zur Vergrössung der Rolle der Auslese.

ПРЕНИЯ ПО ДОКЛАДУ И. А. РУБЦОВА

Беклемишев. Имеются ли связи между Мадагаскаром и Цейлоном?

Рубцов. Связи есть, но очень отдаленные. Более определенные связи имеются с Юго-восточной Азией. Связи между Индией и Цейлоном, Мадагаскаром и Южной Африкой, конечно, есть. Нужно сказать, что фауна Мадагаскара вообще недостаточно изучена.

Римский-Корсаков. Есть ли какие-нибудь предположения относительно того, как совершался переход от растительноядности к кровососанию и как это связывается с вопросом о хозяевах? К какому периоду вы это дело относите? Если к перми, то кого же они тогда сосали?

Затем относительно эволюции halteres, есть ли какие-нибудь различия между разными группами в этом отношении, которые указывали бы на определенную эволюцию?

Рубцов. По вопросу о хозяевах для пермского времени можно только спекулировать. Мы можем основываться только на фактах. Ныне наблюдаются следующие факты. До самого последнего времени считалось, что все виды семейства — кровососы. Но мною установлено, что существуют растительноядные виды, очень архаические морфологически. Такие виды имеются в Северной Америке. Установлено также, что есть виды, питающиеся на амфибиях, рептилиях и птицах. Но большинство видов питается на млекопитающих. От-

сюда можно предположить, что вначале они питались на растениях, а затем через амфибий, рептилий и птиц перешли к млекопитающим. Что касается личинок, то они питаются планктоном. Они ведут сидячий образ жизни и улавливают все, что несется потоком, вплоть до собственных линочных шкурок. Что касается halteres, то здесь мы видим большое однообразие для всех групп. Изменчивость крайне незначительна. Так что для выводов по эволюции тут трудно что-нибудь использовать.

Мартынов. Соображения о древности этого семейства могут вызывать некоторое удивление, так как обычно считается, что насекомое — это явление новое.

Тов. Рубцов совершенно правильно отметил большую древность этого семейства, которое возникает в триасе, а может быть и в перми. В настоящее время мы имеем достоверного дикулита из верхней перми и знаем достоверных типулид из верхней перми. Очень вероятно, что группа симулиид происходит оттуда. Так что все это верно.

У меня обычно возбуждает некоторое сомнение весьма смелое заключение докладчика о миграциях и происхождении групп. Основываться на данных географического распространения, мне кажется, все же несколько рискованным при недостатке палеонтологических данных. Дело в том, что мы сейчас, под влиянием палеонтологических данных, все более и более приходим к заключению, что в прежние времена существовали очень крупные миграции, исходившие из Австралии, которые шли на север, в Европу и обратно. Эти миграции были очень разнообразны и широки. Поэтому отношения с Австралией являются множественными — и очень старыми в перми и более новыми. Так что к этому вопросу нужно подходить очень осторожно. На основании одних данных о географическом распространении еще нельзя решать вопроса.

Ваши соображения относительно того, что они оформились на африкано-бразильском материке, очень интересны. Но повторяю, одних географических соображений для этого еще недостаточно.

Вы говорите, что древнейшие формы сохранились на южном и северном материках, что это холодолюбивые виды, приспособленные к определенному образу жизни. Возможно, что современное распространение является результатом экологии, экологического образа жизни. С другой стороны, эти холодолюбивые виды могли жить на горах, в холодных условиях. Так что еще вопрос,— почему бы им не возникнуть и в тропической зоне. Таким образом, о самом возникновении здесь говорить трудно.

Что касается темпов эволюции, то, если вы будете сравнивать темпы эволюции симулиид с темпами эволюции позвоночных, в особенности млекопитающих и птиц, конечно, это темпы медленные. Но все это нужно понимать относительно. Если мы сравним их темпы с темпами эволюции многих других групп, то нельзя сказать, что темпы эволюции симулиид были так уже медленны, потому что отклонения от нормального типа строения насекомых здесь колоссальные, в особенности у личинок и у куколок. Если мы сравним их эволюцию с *Mecoptera*, то мы должны признать, что превращения, которые они испытывают, несравненно большие. Следовательно, темпы их эволюции в мезозойские времена были очень быстрыми по сравнению с другими группами.

Последнее, на что я хотел указать: вы упомянули о переходе к водному образу жизни. Если уже затрагивать этот вопрос, то нужно было затронуть его основательно и указать некоторые основания для вашей точки зрения, потому что она является весьма спорной.

Рубцов. Против того, что эти горно-родниковые группы, развивающиеся на севере, могут развиваться (по мнению А. В.) в экваториальных областях, говорит абсолютное отсутствие этих групп в Юго-восточной Азии, Центральной Америке и т. д. Если бы эти группы могли развиваться в экваториальных областях, то, основываясь на чрезвычайной устойчивости экологического облика, так же, как это наблюдается в отношении морфологических признаков, следовало бы предположить, что остатки этих групп здесь были бы. В виду отсутствия их там вероятнее всего предположить, что эти группы развивались в умеренной зоне. Вероятнее всего, таким образом, что область первоначального формирования находилась недалеко от полюса и, во всяком случае, в умеренной области. Эти группы, начиная с мезозоя, имеют умеренный облик.

Относительно того, каким образом следует понимать ускорение темпов развития в связи со вторичным переходом к водному образу существования, я могу сказать следующее. Конечно, тут пока можно строить только догадки, но мне представляется наиболее вероятным следующее предположение. На грани перми, т. е. к тому времени, к которому мы относим возникновение семейства, имела место необычайная засушливость. Хандлирш ставит в связи с этим переход многих групп к вторичному водному существованию. Коренное изменение условий существования приводит к быстрому возникновению трансформаций. Выделение симулиид из хирономоидного комплекса можно себе представить следующим образом. Симулииды и хирономиды решили вопрос питания принципиально различным образом. В то время как хирономиды активно пошли за пищей, активно охотились за ней, попадая в различные условия существования, симулииды осели на месте. Хирономиды распались на ряд хорошо дифференцированных ветвей и вызвали своеобразную адаптацию головных придатков. У симулиид, осевших на месте, этот хирономидный облик наблюдается в эмбриональном развитии. Нужно сказать, что в эмбриональном развитии симулииды и хирономиды необычайно сходны. Симулиидный облик личинки начинает быстро развиваться после вылупления. Органом, который вызван принципиально отличным образом жизни, явились премандибулы. Они возникают в эмбриональном развитии в последний момент и очень быстро развиваются в довольно сложное образование. Усложнение этого органа идет в процессе дальнейшего личиночного роста. Таким образом, симулииды в личиночной стадии ведут сидячую жизнь, причем питание их чрезвычайно однообразно. Я предполагаю, что именно таким путем и можно объяснить выделение симулиид из хирономоидного комплекса.

Мартынов. Я хочу указать относительно перехода к водному образу жизни, что здесь все-таки остается очень много сомнительных моментов. Хандлирш, когда он говорит о переходе к иному образу жизни, говорит о каннибализме. Когда мы переходим к перми, то оказывается, что в большинстве случаев мы имеем такие черты организации, которые говорят о водном образе жизни. Так что

если возврат к воде и произошел, то это, видимо, имело место в гораздо более ранние времена. Этот вопрос очень мало дебатировался в литературе. Вопрос этот очень трудный, и к нему нелегко подступиться. Он требует осторожного подхода. Вопрос о переходе к иному образу жизни так просто не разрешается. Его нужно решать на широкой базе.

Догель. Как обстоит вопрос с монолитностью этой группы в смысле внутреннего строения? Так же ли оно мало изменчиво? В частности, меня интересует строение кишечника. Это тем более интересно, что в нашем распоряжении имелись и растительноядные и кровососущие формы. Интересно, как отражается это на кишечнике.

Затем вы сказали, что на птицах сравнительно редко встречаются симулииды. Должен вам сказать, что у нас имеется большой материал по птицам из Астраханского заповедника, который мы с удовольствием вам предоставим, если это вас интересует.

Рубцов. Что касается внутреннего строения, то оно мною исследовано. Я лично впервые попытался сравнить растительноядные и кровососущие виды, ожидая найти между ними большие различия, но, к моему удивлению, эти различия оказались мало существенными. Гистологические различия, вероятно, существуют, но в общем внутреннее строение более однообразно, чем внешнее.

Что касается кровососания на птицах, то до сих пор был известен один вид, найденный на птицах в Японии на Falco. Но из строения ротовых придатков я заключаю, что, повидимому, и у нас есть некоторые виды, которые питаются на птицах. В литературе имеются наблюдения такого рода относительно попугаев. Но в природных условиях наблюдать это очень трудно, а в условиях неволи насекомые не сосут. То, что вы сообщаете относительно астраханского материала, чрезвычайно интересно.

Лукьянович. Вы не предполагаете наличия дополнительного питания кровососущих насекомых растениями?

Рубцов. Наряду с основным питанием кровью абсолютно необходимо дополнительное питание растительными соками. Это установлено экспериментальными работами. Такие опыты я ставил. Одного питания кровью для развития половых продуктов недостаточно. Наряду с этим для некоторых видов, которые вокруг человека и животных не зарегистрированы, известна возможность развития половых продуктов без кровососания. В общем наряду с кровью они обязательно должны питаться водой и растительным соком.

Комаров. В результате ваших исследований можете ли вы рекомендовать какие-либо меры защиты человека и животных от симулиид?

Рубцов. Могу. Именно в этом направлении работы велись в продолжение 3—4 лет. Тут мы проделали много опытов. Мы пришли к выводу, что на огромной территории нашего Союза говорить об активной борьбе в смысле уничтожения симулиид трудно. Поэтому мы искали еще и меры защиты. Что касается борьбы, то мы шли по линии изыскания мер уничтожения в определенных условиях, в точках капитального строительства, в курортных точках и т. д. Словом, там, где такая борьба представляется экономически выгодной. Нами испробован способ борьбы при помощи керосиновой эмульсии. Наша задача заключалась в том, чтобы те водо-

емы, где на участке в несколько метров скопляются миллионы симулиид, отравить каким-нибудь ядом, не опасным для людей. Мы попробовали керосиновые эмульсии. Результаты оказались неплохие. Личинки оказывались чувствительнее к керосину, чем к мышьяку. Концентрация 1 : 100 при 2-минутной экспозиции давала почти 100-процентную гибель и, как нам потом писали, в следующем году в обработанном районе симулиид было уже значительно меньше. Такие опыты мы ставили не только в экспериментальном порядке, но в хозяйственном масштабе. Что касается мер защиты, то их очень много. В самое последнее время сотрудниками Е. Н. Павловского были предложены курительные свечи. Они изготовляются из пиретрума, дефицитного сырья, которое нужно было заменить чем-либо. Сейчас такой заменитель как будто найден нами, и опыты продолжаются. Затем применяются защитные сетки, мази и пр. Но все это оказывается менее эффективным, чем дымовые средства. Работы в этом направлении кое-что обещают. Но я не имел возможности на этом останавливаться в своем докладе.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. С. МОНЧАДСКИЙ

ЭВОЛЮЦИЯ ЛИЧИНОК И ЕЕ СВЯЗЬ С ЭВОЛЮЦИЕЙ ВЗРОСЛЫХ КОМАРОВ В ПРЕДЕЛАХ СЕМЕЙСТВА *CULICIDAE*

Автор устанавливает, что эволюция каждой из фаз жизненного цикла комаров шла разными путями и темпами и часто в разных направлениях. Характер и тип питания являются фактором, связывающим в одно целое процессы эволюции личинок и взрослых комаров. Типы питания каждой из питающихся фаз развития взаимно обусловлены. Изменения их у одной фазы влекут за собой компенсаторные изменения у другой фазы. Основным направлением эволюции личинок комаров является все более и более глубокое приспособление к существованию в водной среде в условиях приспособления к тому или иному типу питания.

Автор излагает некоторые предварительные обобщения, явившиеся результатом сравнительного изучения личинок комаров и анализа соответствующей литературы. Подобные обобщения, при всей их возможной провизорности, являются совершенно необходимыми на известном этапе углубления в фактический материал, как приводящие в систему часто разрозненные факты и открывающие перспективы дальнейшим исследованиям [1].

Биологическое и морфологическое разнообразие личиночных форм у комаров поражает уже при поверхностном знакомстве с ними. Различные изменения в строении и функциях отдельных органов, широкие амплитуды колебаний различных признаков имеют часто резко выраженное приспособительное значение, связанное либо с особенностями биологии либо с особыми условиями существования. Это разнообразие может быть понято и приведено в систему лишь при условии анализа тех внутренних и внешних факторов, которые обусловили направление и особенности эволюции семейства *Culicidae* как в целом, так и отдельных составляющих его групп, притом не только по взрослой фазе, как это обычно делается, но по возможности по всем фазам жизненного цикла. В настоящее время, по состоянию наших знаний, можно лишь в самых общих чертах провести подобный анализ. Но и то немно-

[1] Интересно отметить, что имеющиеся в литературе немногие попытки приведения в систему разнообразия личиночных форм у комаров были связаны с составлением крупных сводок: Howard, Dyar и Knab (1912) по комарам Америки, Wesenberg-Lund (1920) по комарам Дании и Martini (1931) по комарам Палеарктической области. Настоящее сообщение тоже является результатом работы над сводкой по личинкам комаров СССР (Мончадский, 1936), куда в качестве небольшой главы в сокращенном виде вошли излагаемые ниже материалы.

гое, что можно сделать, уже дает, в первом приближении, ответ на поставленные вопросы.

В литературе имеется несколько попыток обобщения и анализа разнообразия личиночных форм у комаров. Первая по времени принадлежит Howard, Dyar и Knab (1912), посвятившим небольшой раздел в томе I монографии комаров Америки видоизменениям строения личинок отдельных групп семейства (стр. 91 и сл.). В этом разделе, имеющем отрывочный характер, наряду с указанием на адаптивное значение различных видоизменений, приводятся и соображения о большей или меньшей примитивности некоторых групп. Авторы дают перечисление и краткое описание видоизменений, претерпеваемых ротовыми органами личинок в связи с хищным образом жизни, и разбирают приспособление личинок *Anopheles* к условиям питания с поверхностной пленки. Там же указывается и на примитивность личинок *Dixa*, в частности их ротовых органов. «From such a form the culicid series is derived»,— пишут авторы. Ближайшими к личинкам *Dixa* по примитивности строения их ротовых частей они считают личинок *Anopheles*.

Более последовательный анализ, хотя и охватывающий небольшое число форм и ограниченное количество признаков, дает Wesenberg-Lund (1920). Он разбирает типы питания растительноядных личинок у ряда родов трибы *Culicini*, причем устанавливает комплекс признаков (строение ротовых частей, развитие и строение антенн, ветвление фронтальных волосков), коррелятивно связанных в своих изменениях с типами питания.

Наконец, последняя по времени попытка принадлежит Martini (1931). Она посвящена вопросам конвергенции и корреляции в пределах семейства *Culicidae*. Целью работы было установление степени независимости отдельных морфологических признаков друг от друга и от образа жизни животного, поскольку наибольшую систематическую ценность и филогенетическое значение, в соответствии с общепринятыми взглядами, автор придает признакам, не имеющим приспособительного характера. Автор рассматривает с этой точки зрения значительное количество признаков сначала у взрослых форм, затем у личинок, далее сопоставляет некоторые признаки обеих рассмотренных фаз и в заключение дает родословное дерево семейства вплоть до происхождения отдельных родов и даже подродов по личиночной фазе, составленное, однако, по смешанному принципу. Так, в основу деления положены три критерия: 1) тип биотопа (жизнь в илу, жизнь в дуплах деревьев), 2) тип питания (хищный, с поверхностной пленки, планктонный и др.) и 3) отношение к субстрату — свободноподвижный или прикрепленный образ жизни,—которые применяются автором не совместно в каждом случае, а отдельно для разных групп. В результате получается довольно наглядная, но искусственная схема случаев конвергенции, не имеющая под собой филогенетического основания. Нельзя согласиться с автором во взгляде на полифилетическое происхождение отдельных групп *Chaoborinae*, которое явствует из его схемы, с примитивностью происхождения родов, объединявшихся раньше в группу *Sabethini*, а также в том, что личинки древнейших комаров сначала жили в илу, потом на его поверхности, потом в дуплах деревьев и, повидимому, только впоследствии перешли в открытые водоемы и вышли на поверхность воды. Причины не-

согласия будут ясны из последующего изложения. Я же здесь останавливаюсь на этом потому, что схема Martini является конечным выводом из всего содержания его работы и, покоясь на упомянутых неверных предпосылках, дает неправильную схему эволюции *Culicidae*, в частности их личинок, отличающуюся от той, к которой я прихожу в настоящей работе. По поводу отдельных признаков Martini делает ряд интересных и ценных выводов, которые он, однако, не пытается обобщить более глубоко, или приводит ряд сопоставлений, так и остающихся неразвитыми и никак не отраженными в заключительной части.

Настоящая работа представляет собою дальнейшее развитие наметившейся в литературе по личинкам комаров линии анализа адаптивных признаков в их связи с условиями существования и в их изменении во времени. При этом, однако, я исходил из той точки зрения, что для низших систематических единиц адаптивные признаки могут и должны иметь как систематическое, так и филогенетическое значение в тех случаях, когда возможно проанализировать условия их функционирования и привести их в этом отношении, так сказать, «к одному знаменателю».

I. Взаимоотношение систем, построенных по личиночным и имагинальным признакам в семействе *Culicidae*

Если обратиться к принятому в настоящее время систематическому делению семейства *Culicidae* (Edwards, 1932), то деление на подсемейства (*Dixinae*, *Chaoborinae* и *Culicinae*), а подсемейства *Culicinae* на трибы (*Anophelini*, *Megarhinini* и *Culicini*) совпадает как по личиночным, так и по имагинальным признакам.

Внутри подсемейств *Dixinae* и *Chaoborinae* тоже имеется подобное совпадение, у последних выраженное, впрочем, менее резко, чем у *Dixinae*. Сходное положение имеем и в трибах *Anophelini* и *Megarhinini* из подсемейства *Culicini*. В пределах же наиболее богатой формами трибы *Culicini* (28 родов и около 1 200 видов, т. е. около 70% всех родов и 90% всех видов) мы имеем ряд случаев несовпадения. Таковы, например, роды *Aëdes*, *Culex*, *Theobaldia* и др., внутри которых отдельные виды группируются по личинкам иначе, чем по взрослым комарам. Так, если по личинкам род *Culex* (исключая подрод *Lutzia*) распадается на 2 группы, то по имагинальным признакам одни палеарктические виды распадаются на 4 подрода. Личинки подродов *Theobaldia* и *Culicella* резко различны, а взрослые комары достаточно близки друг к другу. Аналогичную картину мы имеем и в роде *Aëdes*. В нем всего известно около 400 видов, которые распадаются по признакам взрослых комаров на 18 подродов. Различия между личинками отдельных подродов очень незначительны. Так, если оставаться в пределах фауны Палеарктики, то личинки подродов *Aëdes*, *Aëdimorphus* и *Ochlerotatus* очень близки друг другу, а ряд личинок последнего подрода близок к личинкам подрода *Stegomyia*, которые в свою очередь имеют ряд форм, близких к подроду *Finlaya*. Если же взять взрослых комаров, то они достаточно резко распадаются на упомянутые подроды. Тут, таким образом, имеет место несовпадение систем, построенных или только по признакам взрослой или только личиночной фазы, которые не совмещаются иногда в пределах отдельных родов,

иногда в пределах групп родов, т. е. в ряде случаев морфологически близкие между собой личинки соответствуют далеко отстоящим друг от друга взрослым формам, и наоборот.

Тот факт, что в главнейших подразделениях семейства *Culicidae* мы имеем совпадение систем, построенных по признакам взрослой и личиночной фаз, является показателем, что принятая в настоящее время система в главных своих чертах приближается к естественной, что основные линии эволюции группы в целом и главнейших ее подразделений уловлены правильно. С другой стороны, факт несовпадения между собой отдельных звеньев в таких системах не только отражает их искусственность или недостаточность наших знаний,— это несовпадение является следствием и одновременно показателем того, что эволюция личиночной и имагинальной фаз жизненного цикла в данной группе шла разными путями и была различно направлена.

Основной возможной причиной подобного различия путей эволюции личинок и взрослых особей следует считать различия в условиях существования отдельных фаз развития. Во всех группах, где развитие проходит с метаморфозом, где имеется достаточно резко выраженная личиночная фаза, наблюдаются различия, часто весьма значительные, в условиях существования или в биологии между личинками и соответствующими им взрослыми формами. Примеры этому мы находим в любой из групп беспозвоночных.

Соответственно различиям в условиях существования различны и внешние факторы, воздействующие на организм личинок и взрослых. Кроме того, самый характер воздействия отдельных факторов и их значение в различных условиях существования может быть и действительно является различным. Достаточно сравнить условия существования взрослых форм, ведущих сидячий, ползающий или роющий образ жизни с их свободно плавающими личинками, наземно-воздушный образ жизни взрослых с водным или паразитическим образом жизни личинок или паразитизм взрослых форм и свободный образ жизни, личинок. В частности, наземно-воздушный образ жизни взрослых комаров и водный образ жизни личинок создают резкое различие в характере воздействия таких факторов, как влажность, температура, активная реакция среды, содержание кислорода, солнечная радиация и др. Их значение и характер воздействия в обоих случаях могут быть принципиально различны.

Эти качественно различные факторы воздействуют на качественно различные между собой личиночную и взрослую фазы. Как известно, различие между ними заключается прежде всего в том, что ведущей функцией личиночной фазы является развитие, рост и питание, т. е. развертывание и поддержание индивидуальной жизни, а ведущей функцией взрослой фазы является размножение, т. е. поддержание жизни вида. Функция расселения вида, у ряда животных падающая на личиночную фазу, у комаров в основном падает на взрослых, если не считать возможных случаев пассивного переноса личинок при паводках, разливах и т. п., не могущих, однако, вызвать каких-либо приспособительных изменений в организме личинок.

Кроме того, адаптивная способность обеих фаз не одинакова. В ряде случаев у личинок она выражена сильнее, что прежде всего обусловлено адаптивной природой личиночной фазы.

II. Тип питания как фактор, связующий пути эволюции личинок и взрослых комаров

Перечисленные выше причины в значительной степени определяют самостоятельность направлений и темпов эволюции личинок, с одной стороны, и соответствующих им взрослых форм — с другой.

Однако, этот взгляд на самостоятельность и автономность путей эволюции личинок и взрослых форм нуждается в существенном дополнении в части установления между процессами эволюции обеих фаз связей, взаимно обусловливающих каждый из них. Попытаемся прежде всего проследить характер этих связей, после чего будет легче подойти к выяснению степени и характера относительной автономности обоих процессов.

Из всего многообразия комаров только представители наиболее примитивного, при всей своей высокой специализации, подсемейства *Dixinae* во взрослой фазе не сосут кровь, питаясь растительными соками, и одновременно в личиночной фазе тоже являются фитофагами. У всех остальных более высоко организованных комаров, насколько позволяют судить литературные данные, этот более первичный тип питания меняется в том направлении, что или взрослые самки переходят на сосание крови, а личинки не меняют типа питания, или самки продолжают питаться растительными соками, а личинки становятся хищными. Так, у всех видов подсемейства *Chaoborinae* взрослые комары растительноядны, а личинки—хищники, то же мы имеем у *Megarhinini, Psorophora* и ряда тропических форм из группы *Sabethini*, тогда как у всех кровососущих комаров личинки обычно растительноядны. Martini (1931) первый указал на подобную связь типов питания у личинок и взрослых. Он пишет: «*Corethra, Mochlonyx* und *Megarhinus*, die keine Blutsauger sind, haben räuberische Larven. Es erscheint durchaus wahrscheinlich, dass es eben die reichliche Ernährung als Larve ist, welche diese Tiere instand setzt, bereits auf Grund des Stofferwerbes als Larve die Eier zur Reife zu bringen».

Переход самок комаров от питания растительными соками к сосанию крови, равно как и личинок от растительноядного типа питания к хищничеству, является дальнейшей специализацией, приспособлением вторичного порядка, возникшим и наследственно закрепившимся в процессе эволюции комаров. При этом эволюция отдельных групп комаров пошла или по пути приспособления взрослых самок к сосанию крови и параллельно к дальнейшему приспособлению личинок к растительноядному образу жизни в условиях водной среды (*Anophelini*, большинство *Culicini*) или по линии приспособления к хищническому образу жизни тех личинок, взрослые самки которых остались первично растительноядными (*Chaoborinae*). Наиболее примитивные *Dixinae* при этом остаются в своей эволюции на прежнем пути. Эти отношения и отражают на известном этапе эволюции семейства *Culicidae* естественное подразделение его на три подсемейства. При этом взаимная обусловленность типов питания личиночной и имагинальной фаз развития является важнейшим звеном, связующим в одно закономерное целое кажущиеся на первый взгляд автономными пути эволюции взрослых комаров, с одной стороны, и их личинок — с другой.

Эта же взаимная обусловленность типов питания объясняет нам

как отмеченные вначале случаи, в пределах семейства *Culicidae*, подобия систем, построенных только по личинкам или только по взрослым формам, так и естественность в разделении семейства на подсемейства и трибы.

Однако, все это еще не объясняет последующих изменений, которые может претерпевать каждый из этих путей в отдельности в отношении направления и темпов эволюционного процесса, а эти именно изменения и обусловливают в конечном счете отмеченные вначале различия в морфогенетических взаимоотношениях между личинками и взрослыми в пределах одной систематической категории и вызывают, таким образом, отмечавшееся отсутствие подобия между личиночной и имагинальной системами.

Прежде всего необходимо доказать существование последующих (третичных) изменений, происшедших за рассмотренными выше вторичными. Их всего естественнее ожидать в группе, где несоответствие между личиночной и имагинальной системами выражено более резко, т. е. в подсемействе *Culicinae*. Исходя из уже отмеченной важной роли типа питания как фактора, определяющего ход эволюции основных ветвей *Culicidae*, обратимся к анализу систем органов и признаков, функционально связанных с питанием. Тут прежде всего представляет интерес пищеварительная система.

У наиболее примитивных личинок *Dixinae* она построена наиболее примитивно. В частности, у них отсутствуют характерные для личинок *Culicinae* специальные пилорические железы, окружающие передний отдел средней кишки. У личинок *Chaoborinae* кишечник очень глубоко адаптирован к хищному типу питания. Большую часть передней кишки составляет объемистый мешковидный с богатой кольцевой и продольной мускулатурой зоб, в наполненном состоянии занимающий весь грудной отдел личинки. Он соединяется со средней кишкой посредством тонкой слегка S-образно извитой трубки. Последняя отделяется от зоба, очень сложным у некоторых родов, ситовидным аппаратом. Средняя кишка, как у *Dixinae*, — в виде простой цилиндрической трубки, лишенной специальных пилорических желез. Захваченная добыча, с поврежденными при помощи мандибул кожными покровами, заглатывается и попадает в зоб, куда посредством антиперистальтических движений средней кишки из последней поступает пищеварительный секрет. При помощи сокращения кольцевой мускулатуры зоба заглоченная добыча сжимается, полураздавливается и смешивается с пищеварительным секретом. Происходит относительно длительное, но полное ее переваривание. По мере переваривания через фильтр ситовидного аппарата в среднюю кишку поступает жидкое содержимое зоба, где в результате остается только непереваренная хитиновая шкурка заглоченной добычи, удаляемая через рот посредством частичного выворачивания передней кишки наружу.

У личинок *Chaoborinae*, несмотря на ряд весьма специальных приспособлений, пищеварительная система сохраняет примитивные черты, выражающиеся в отсутствии специальных пилорических желез в средней кишке, что сближает ее с таковой у *Dixinae*.

Пищеварительная система у растительноядных личинок *Culicinae* хорошо изучена [Thompson (1905) и др.]. Не останавливаясь на ее описании, укажу только, что у них в передний отдел средней кишки, окружая ее кольцом, впадает 8 крупных округлых пилорических

желез. Их секрет изливается в среднюю кишку и окружает снаружи находящуюся в ней в виде сплошной пищевой колонны пищу. У хищных личинок *Megarhinus* и *Lutzia*, в отличие от личинок *Chaoborinae*, заглоченная добыча и непереваренные ее остатки совершают обычный путь по кишечнику и выводятся через анальное отверстие наружу. Их кишечник по типу строения близок к таковому растительноядных личинок *Culicinae*. У них, как и у последних, имеется 8 крупных мешковидных выростов, окружающих передний отдел средней кишки. Однако, если у растительноядных личинок эти выросты имеют чисто железистую функцию, то у хищных форм они выполняют еще и функцию зоба, куда поступает заглоченная добыча, не задерживающаяся, как у *Chaoborinae*, в передней кишке.

Отмеченные различия в строении пищеварительной системы хищных личинок *Chaoborinae* и хищных личинок *Megarhinini* и *Culicini* указывают на независимость приспособления к хищничеству у упомянутых групп, а сохранившиеся у *Chaoborinae* примитивные черты сходства с кишечником *Dixinae* говорят за разновременность происхождения этого приспособления, в частности на более раннее его происхождение у *Chaoborinae*, чем у *Megarhinini* и *Culicini*.

Сходные отношения мы имеем и в строении ротовых органов. Среди них наибольший интерес имеют органы активного улавливания пищи и связанное с этим строение головы. У личинок *Dixinae*, питающихся с поверхностной пленки воды, так же как и у всех растительноядных личинок, основным органом улавливания и подгона пищи является верхняя губа, а у наиболее адаптированных к планктонному типу питания личинок *Culicini*, кроме верхней губы, в этом участвуют и максиллы. Параллельно переходу от питания с поверхностной пленки воды к планктонному типу питания изменяется форма головы от слегка вытянутой в продольном направлении (*Dixinae* и *Anophelini*) до округлой (*Anopheles turkhudi*, *Uranotaenia* и др.) и широкой, вытянутой в поперечном направлении. Вместе с этим, как это уже отметил Wesenberg-Lund (1920), изменяется ряд признаков (антенны, фронтальные волоски, детали строения верхней губы и максиллы и др.).

У хищных личинок *Chaoborinae* органами схватывания добычи являются антенны, вооруженные на концах вместо слабо развитых чувствительных волосков длинными заостренными шипами. Кроме того, у них наблюдается очень сильная специализация верхней губы и развитие эпифаринкса, играющего активную роль при удерживании уже схваченной добычи. При этом взаимоотношения между верхней губой и эпифаринксом, а также и распределение их мускулатуры у *Chaoborinae* существенно иные, чем у прочих личинок *Culicidae* (Мончадский, 1937). У всех остальных хищных личинок *Culicidae* антенны никогда не видоизменяются в органы схватывания добычи. Наоборот, они даже относительно несколько укорачиваются. Для схватывания добычи видоизменяются ротовые части, в разных группах различные. У *Megarhinini* изменены боковые лопасти верхней губы, состоящие каждая из 7—10 утолщенных, слегка сужающихся к концу когтевидно изогнутых хитиновых крючьев, концы которых снабжены зубцами. Остальные ротовые части приспособлены для удержания и проталкивания в глотку уже захваченной добычи.

В трибе *Culicini* у хищных личинок наблюдается большое разнообразие в отношении приспособления отдельных ротовых частей

к схватыванию добычи. Так, в группе *Sabethes* у ряда форм для этого служат максиллы (роды *Goeldia*, *Tripteroides*, *Sabethes* и *Sabethoides*) или мандибулы (роды *Trichoprosopon* и *Topomyia*); в группе *Uranotaenia* (род *Zeugnomyia*) и в группе *Theobaldia* (род *Ficalbia*)— мандибулы; в группе *Aëdes* (роды *Psorophora* и *Armigeres*) видоизменены верхняя губа и мандибулы, а у хищных личинок подрода *Mucidus* рода *Aëdes* — только верхняя губа.

Наконец, у единственного подрода рода *Culex*, имеющего хищных личинок (*Lutzia*), для схватывания добычи видоизменена тоже верхняя губа. Остальные ротовые части не остаются без изменений, часто очень значительных, но эти изменения, однако, носят подчиненный характер и зависят от того, какие из ротовых органов и как видоизменились для схватывания добычи.

Этот беглый обзор систем органов, непосредственно связанных с питанием и изменением его типов у личинок комаров, мог бы быть дополнен аналогичным анализом дыхательной системы, различий в общей форме тела, развития хетотаксии, типов движения и т. д., что мною и было проделано. Этот анализ показал прежде всего, как глубоко влияние, оказываемое изменением типа питания, на весь организм личинок. Далее, он показал, что характер приспособления личинок к хищничеству у разных групп различен, в частности у личинок подсемейства *Chaoborinae* иной и значительно более глубокий, чем у личинок подсемейства *Culicinae*. И наконец, что необходимо подчеркнуть, переход к хищническому образу жизни у личинок *Megarhinini* и в ряде родов у *Culicini* совершался разновременно, самостоятельно и на более позднем этапе эволюции, чем соответственный переход у *Chaoborinae*.

Действительно, у *Chaoborinae* далеко зашедшее приспособление к хищническому образу жизни личинок (форма тела, строение головы, редукция хетотаксии, строение пищеварительной системы с ее ситовидным аппаратом, дыхательная система и развитие гидростатических приспособлений и т. д.) связано с полным отсутствием вторичных изменений в типе питания взрослых комаров, оставшихся первично растительноядными, в связи с чем и сохранивших ряд примитивных черт (например, «типулоидный» тип строения головы и более примитивное жилкование). В то же время у личинок *Megarhinini* мы имеем приспособление к хищничеству, несущее явные следы ранее бывшего приспособления к растительноядному образу жизни (приспособление к схватыванию добычи верхней губой, нормальное прохождение пищи по кишечнику, слабо измененная дыхательная система, достаточно богатое развитие хетотаксии и т. д.). Все эти особенности личинок *Megarhinini* допускали бы и иное толкование, но наличие у взрослых форм длинного сосательного хоботка, хотя и с частично редуцированными, утратившими колющее острие и зазубренность мандибулярными и максиллярными щетинками, говорит за то, что на некотором этапе своей эволюции *Megarhinini* имели кровососущих самок и растительноядных личинок.

Сходные с *Megarhinini* отношения мы имеем и у ряда представителей из *Culicini* (*Goeldia*, *Sabethes* и др.). У ряда других личинок *Culicini* приспособление к хищническому образу жизни носит еще более поздний характер. Они очень слабо видоизменены сравнительно со своими растительноядными родичами, и их взрослые формы часто являются факультативными кровососами. Таковы роды *Ficalbia*, *Lutzia* и др.

III. Эволюция главных ветвей семейства *Culicidae*

На основании всего вышесказанного, а также скудных данных палеонтологии можно построить схему эволюции семейства *Culicidae* (см. фигуру на стр. 1338). Одновременно можно ответить и на вопрос, каковы были причины вторичных и последующих изменений типов питания.

Ближайшие предки комаров имели амфибиотических растительноядных или, вернее, всеядных личинок и взрослых, питающихся растительными соками. Непосредственно отсюда и ведут свое происхождение *Dixinae*, очень рано отделившиеся от общего ствола и сохранившие ряд примитивных черт.

Позднее все остальные комары на некотором этапе, на одной из фаз жизненного цикла, переходят к питанию более полноценной в отношении белков животной пищей. Это находится в связи с особенностями процессов созревания половых продуктов и с количеством продуцируемых яиц. Косвенным подтверждением этого является сосание крови только самками. Самцы, во всяком случае в настоящее время, всегда растительноядны. Организму при этом необходимо и достаточно получить такую пищу или только в течение личиночной или во взрослой фазе. Из ряда работ известно, что при нормальном питании личинок созревание и яйцекладка самок кровососущих комаров, как правило, не происходит без предварительного сосания крови. С другой стороны, Huff (1929), Boissezon (1929) и др. показали, что при белковом питании личинок (например, гемоглобином) созревание яиц может происходить и без сосания крови (*Culex pipiens*), а комары, имеющие хищных личинок, по моим данным, могут отложить яйца без дополнительного питания уже на следующий день после вылета (*Chaoborus*) или через некоторое время после углеводного дополнительного питания (*Mochlonyx*). Причины возникновения подобной потребности в животном белке для созревания половых продуктов пока неясны. Бесспорным является ее вторичный характер по сравнению с тем, что мы имеем у *Dixinae* и у растительноядных предков комаров, а также и то, что для всех остальных комаров питание животными белками на одной из фаз развития стало обязательным условием для созревания половых продуктов.

Надо предполагать, что переход взрослых комаров к кровососанию произошел не позднее появления млекопитающих. Если же принять во внимание, что ряд ныне существующих видов сосет кровь амфибий и птиц, то возникновение кровососания у комаров можно отнести к концу палеозоя — к перми или даже к карбону, т. е. ко времени появления амфибий. Такой взгляд находит себе подтверждение в том, что уже в олигоцене были найдены остатки представителей всех трех подсемейств, в частности представителей таких специализированных родов, как *Chaoborus, Aëdes, Culex, Mansonia* и др.

Теперь можно с известной уверенностью наметить в общих чертах ход эволюции главных ветвей в семействе *Culicidae* (см. фигуру). После отделения *Dixinae* раньше всех от общего ствола отделилось подсемейство *Chaoborinae*. Если при изменении типа питания в подсемействе *Culicinae* ведущей фазой, изменяющей направление эволюционного процесса, была имагинальная фаза, а личинки до некоторого времени (до момента наступления у некоторых из них изменений в типе питания) продолжали прежнюю линию эволюции, выражав-

шуюся во все большем и большем приспособлении к жизни в условиях водной среды при растительноядном (или всеядном) типе питания, то в подсемействе *Chaoborinae* подобной фазой, меняющей направление эволюционного процесса, явилась личиночная фаза, взрослые же формы сохранили при этом свой примитивный характер.

Несомненно, отделение *Chaoborinae* произошло уже после слияния у личинок VIII брюшного сегмента с IX, но до начала приспособления взрослых особей к сосанию крови и пошло впоследствии по двум направлениям — по линии приспособления личинок к хищничеству в условиях жизни у поверхностной пленки воды (роды *Eucorethra* и *Corethrella*) и по линии хищничества в условиях приспособления к пелагическому образу жизни (роды *Mochlonyx*, *Cryophila*

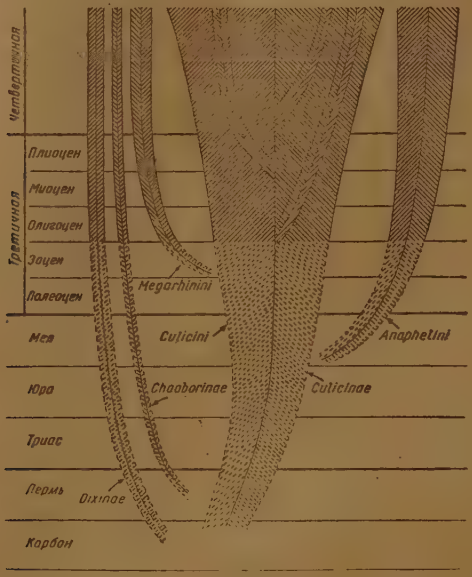


Схема эволюции главных ветвей семейства *Culicidae* в связи с типами питания и их сменой у личинок и взрослых комаров.

Сплошные линии обозначают наличие палеонтологических данных, прерывистые — их отсутствие. Левая половина каждой ветви относится к личинкам, правая — к взрослым комарам. Штриховка слева вверх обозначает питание растительными соками взрослых комаров и растительноядный или всеядный тип питания личинок; штриховка слева вниз обозначает наличие кровососания у взрослых комаров или хищнический тип питания личинок. Ширина каждой ветви вверху пропорциональна числу видов соответствующей группы в настоящее время. Вторичные ветви внутри трибы *Culicini* (в действительности их должно быть значительно больше) иллюстрируют последующую смену типов питания у ряда родов и видов.

и *Chaoborus*). Этим можно объяснить значительно большую компактность подсемейства *Chaoborinae* по имагинальной фазе, линия эволюции которой была общей у всех родов, и бо́льшую разобщенность родов по личиночной фазе, которая эволюционировала по двум указанным выше направлениям.

Обратимся к подсемейству *Culicinae*. Судя по ряду черт строения личинок (голова и ротовые части, дыхательный аппарат и другие

признаки), раньше всех от общей ветви отделились *Anophelini*. Это отделение произошло во всяком случае после начала приспособления взрослых комаров к сосанию крови.

Эволюция последней ветви, наиболее многочисленной и разнообразной по своему составу, — *Culicini*, проходила в дальнейшем у ряда групп с последующей сменой типа питания. В процессе эволюции, в борьбе за существование, личинки *Culicini* завоевывали все новые и новые биотопы, в том числе самые разнообразные небольшие скопления воды естественного, а в позднейшее время и искусственного характера (скопления воды в дуплах деревьев, пазухах листьев, в чашечках цветов, в обрубленных стволах бамбука и т. д., а также в консервных банках, в углублениях камней и следов человека и животных и т. п.). Значительное разнообразие характера и режима этих водоемов, при всем постоянстве специфического режима каждого из этих типов в отдельности, в большой степени способствовало образованию все новых и новых форм в результате адаптации к различным специфическим условиям существования. В пределах трибы *Culicini* мы имеем 19 родов с 290 видами, обитающих в этих маленьких специализированных водоемах, и только 9 родов, но с почти 900 видами, обитающих в различных более крупных водоемах обычного типа. При этом первые имеют относительно узкие ареалы распространения, преимущественно в тропиках и субтропиках, а ко второй группе принадлежат такие всесветные роды, как *Aëdes*, *Culex* и др. Такое соотношение не случайно. Оно проливает свет на некоторые факторы образования видов и родов в процессе эволюции.

В обитании в различных, но константных в своей специфичности водоемах мы имеем как бы частный случай воздействия изоляции в условиях узкой адаптации; отсюда большое число родов с относительно малым числом обычно стенотопных видов и сравнительно узкий, а если широкий, то пятнистый ареал распространения. Наоборот, обитание в менее специализированных водоемах, широко распространенных в разных климатических поясах, способствует более широкому расселению их обитающих видов в разных климатических зонах, что в свою очередь ведет к усилению видообразования, к увеличению числа видов в пределах сравнительно небольшого числа относительно древних родов, сохранивших в экологическом отношении более примитивную эвритопность. Это относится и к представителям трибы *Anophelini*.

Но обитатели малых специфических водоемов имеют еще одну особенность. Из них в трибе *Culicini* более 50% родов имеют среди своих представителей хищных личинок. Сюда же надо прибавить и всю трибу *Megarhinini*, личинки которых обитают водоемы в дуплах деревьев. В то же время среди родов, обитающих крупные водоемы, мы имеем лишь 25% родов с очень небольшим числом видов, имеющих хищных личинок.

Такое численное распределение невольно наводит на мысль, что обитание в небольших водоемах с коротким циклом, мгновенно возникающих (дожди, паводки и т. п.) и быстро высыхающих, как-то способствует переходу личинок от фитофагии через каннибализм к хищничеству.

Именно в таких быстро возникающих и скоропреходящих спорадических водоемах мы встречаемся с возможным дефицитом пищи в условиях

их перенаселенности. Если искусственно залить сухое дупло дерева (а я это производил в Средней Азии и в ДВК), то уже через два дня оно кишмя кишит личинками, вышедшими из ранее отложенных туда яиц, обладающих большой устойчивостью к высыханию. В таких условиях невозможно богатое развитие ни фитопланктона, ни бактериальной флоры. Поэтому тут переход к хищничеству надо рассматривать как биологическое приспособление к подобным условиям.

Есть и переходные формы. Так, обитающие дупла личинки *A. p'umbeus* в Старом Свете и *A. barberi* в Америке всеми авторами не без оснований обвиняются в каннибализме. Как приспособительную адаптацию к подобным условиям существования необходимо рассматривать видоизменение волосков тела в твердые шипы, придающие личинкам вид ежа, что наблюдается у ряда форм, обитающих малые водоемы, особенно дупла деревьев, и отсутствует у форм из крупных водоемов. Это — несомненно защитное приспособление против нападения своих же родичей. Mac Gregor (1915) отмечает, что молодые личинки *Aëdes aegypti*, живущие обычно в различных небольших, преимущественно искусственных водоемах, поедаются более взрослыми личинками того же вида. Сюда же относятся случаи каннибализма среди личинок *Megarhinus*, вызванные недостатком пищи (Hopkins, 1936), чем объясняется отмечаемый авторами (Edwards, 1932) факт обычного нахождения только одной взрослой личинки *Megarhinus* в каждом из обитаемых ими дупел деревьев.

Обитание в небольших с неустойчивым режимом водоемах является, повидимому, причиной еще одной биологической особенности — изменения сроков развития или в сторону их резкого укорачивания или, наоборот, в случае отсутствия пищи, чрезвычайного замедления, вплоть до длительной его приостановки. Так, общеизвестным фактом является чрезвычайно быстрое развитие личинок *Aëdes aegypti*, длящееся при благоприятных условиях около 6 суток. Howard, Dyar и Knab (1912) указывают, что у личинок *Psorophora*, живущих в образующихся после дождя небольших лужах, все развитие личинок длится несколько дней. Что касается удлинения сроков развития, то у личинок *Megarhinus* при отсутствии пищи наблюдается замедление развития. Так, Schwetz (1930) указывает, что без пищи они могут прожить до 10 недель, а Wigglesworth (1929), ограничивая количество пищи, мог задержать их развитие на 5 месяцев. Относительно *Orthopodomyia arboricollis*, обитающей исключительно дупла деревьев, есть указание Mac Gregor (1927), что развитие личинок может приостанавливаться сроком до 6 недель. Hopkins (1936) приводит наблюдение Edwards над личинками *Orthopodomyia pulchripalpis*, которые пробыли в III стадии больше года. Причиной подобной задержки он считает недостаток пищи.

Таким образом, жизнь в небольших скоплениях воды с неустойчивым и недостаточным кормовым режимом влечет за собой у личинок ряд биологических адаптаций, из которых последующая, третичная, смена типа питания (растительноядного или всеядного на хищный) является с точки зрения морфологических изменений наиболее важной. Однако, в этих случаях личиночная фаза является ведущей в изменении направления эволюционного процесса, вызывая компенсаторные изменения во взрослой фазе — обратный переход от сосания крови к питанию растительными соками. Поскольку эти изменения у личинок различных родов (а может быть и видов)

возникали разновременно и самостоятельно, а компенсаторные изменения типов питания взрослых комаров являлись по отношению к ним вторичными, они должны были происходить с известным запозданием. Отсюда вытекают наличие асинхронности и различие в темпах (сравнительной скорости) эволюционного процесса у обеих фаз, что практически выражается в том, что у ряда родов, среди представителей которых имеются хищные личинки, взрослые комары, им соответствующие, могут быть еще чистыми (подрод *Mucidus* из рода *Aëdes* и др.) или факультативными кровососами (роды *Ficalbia, Lutzia, Sabethes, Trichoprosopon*).

IV. Общее направление процесса эволюции личинок *Culicidae*

До сих пор мы рассматривали личинок и процесс их эволюции в его взаимоотношении с таковыми взрослых комаров и пришли к выводу, что взаимообусловленность типов питания обеих питающихся фаз жизненного цикла является причиной, связывающей оба процесса воедино, направляющей каждый из них и обусловливающей их изменения. Параллельно приспособлению личинок к тому или иному типу питания, и у большинства в теснейшей связи с ним протекает все более глубокая адаптация личинок к жизни в условиях водной среды. К выяснению течения процесса этой адаптации мы и перейдем.

Martini (1931) считает, что первичные двукрылые, в частности и комары, имели личинок, живущих в илу и ведущих роющий образ жизни. Последнее обстоятельство, по его мнению, является причиной утраты ног личинками двукрылых. Развитие волосков у личинок комаров, по его мнению, явилось результатом выхода личинок на поверхность ила, а также приспособлением к жизни в дуплах деревьев. Martini пишет далее, что, может быть, личинок из группы *Sabethini* можно рассматривать как остатки этих первых обитателей дупел. Эта точка зрения, не аргументированная автором в сколько-нибудь достаточной степени, вряд ли может быть принята. Единственный вид (*Ficalbia plumosa* Theob.), личинки которого живут (Hopkins, 1936) в богатых илом водоемах, где они значительную часть времени проводят на дне, заглатывая с поверхности илистых отложений различные частицы, не был известен Martini. Какие-либо признаки примитивности строения у личинок *F. plumosa*, судя по их описанию, отсутствуют. Некоторые отклонения в строении ротовых частей и необычно втянутая в грудь голова вполне объясняются условиями существования и питания и, судя по всем остальным чертам строения, носят не первичный, а вторичный характер.

Не предрешая вопроса, от кого происходит семейство *Culicidae*, в настоящее время можно со всей определенностью утверждать, что личинки предков комаров, по данным сравнительно-морфологического анализа современных личинок, имели червеобразно-удлиненное тело со свободными грудными сегментами, с десятичлениковым брюшком, со слабо развитыми проторакальнымн стигмами, с хорошо развитыми стигмами на VIII сегменте брюшка, со слабо втянутой в грудь удлиненной головой, несущей неспециализированные ротовые части с противопоставленными мандибулами. Они вели роющий или поверхностный, полуамфибиотический образ жизни по берегам водоемов, были всеядны и дышали атмосферным воздухом. Повидимому, они при-

надлежали к группе, давшей впоследствии семейства, группирующиеся ныне вокруг *Tipulidae*, *Psychodidae*, в том числе и *Culicidae*.

Сам Martini (1923) вслед за Howard, Dyar и Knab (1912) признает, что из ныне живущих личинок *Culicidae* наиболее примитивными являются личинки *Dixinae* — наиболее примитивного подсемейства. Они ведут амфибиотический образ жизни и связаны с водной поверхностью в месте ее соприкосновения с твердым субстратом. Они передвигаются (Stempell, 1925) с одинаковой степенью совершенства и на поверхности воды и на твердом субстрате, тогда как к передвижению в водной среде они не приспособлены. Куколки перед вылетом взрослого комара вылезают на сушу. Личинки *Dixinae*, единственные из всех *Culicidae*, имеют свободные, не слившиеся вместе грудные сегменты, в ширину не превышающие сегментов брюшка, состоящего из десяти ясно отграниченных друг от друга сегментов; в частности VIII и IX сегменты еще не отделены друг от друга. Соответственно стигмальная пластинка, у всех остальных личинок *Culicidae* являющаяся единым компактным органом (Мончадский, 1927, 1930), у *Dixinae* (Martini, 1923; Мончадский, 1924) расположена на двух соседних сегментах и, будучи необъединенной морфологически, неполностью объединена и функционально. На VIII сегменте помещаются стигмы, соединенные с ними боковые лопасти и части, гомологичные передней лопасти или клапану остальных *Culicinae*, функционально заменяющие эту лопасть при помощи трех пар сильно развитых и разветвленных волосков, которые у остальных *Culicidae* рудиментарны. На IX сегменте совершенно самостоятельно расположены задние лопасти и лежащий между ними склерит, гомологичный центральной пластинке *Anophelini* и *Eucorethra* из *Chaoborinae* и рычагу остальных личинок *Culicidae*. Края боковых и задних лопастей оторочены рядом тесно сидящих волосков. Голова личинок небольшая, слегка удлиненная, слабо сужающаяся к переднему концу. Ротовые части, несмотря на сильную специализацию — приспособление к питанию с поверхностной пленки, несут ряд примитивных признаков: наиболее полное развитие элементов максиллы с сильно развитым щупиком и даже с рудиментарной внутренней лопастью (lacinia), двураздельная нижняя губа и т. д. Из черт внутреннего строения на примитивность указывают уже упоминавшиеся строение кишечника (отсутствие пилорических желез в средней кишке) и наличие проторакальных стигм, хотя и слабо развитых.

Личинки всех остальных *Culicidae* имеют грудные сегменты, слившиеся в один широкий грудной комплекс, и девятичлениковое брюшко, у которого VIII и IX сегменты слились вместе. Соответственно у них все элементы стигмальной пластинки слиты в одно образование, у некоторых видов несущее еще следы этого слияния. Кроме того, у них уже развит орган движения в водной среде — плавник, отсутствующий у *Dixinae*.

Наиболее близки к *Dixinae* из современных *Culicidae* личинки *Anophelini*. Эта близость обусловливается не только тесной связью последних с поверхностью воды. У личинок *Anopheles* удлиненная голова с относительно короткими антеннами, очень сильно развитые щупики крупных, мало подвижных максилл, примитивного типа мандибулы. Что касается стигмальной пластинки, то поддерживающий ее аппарат тоже сходен с таковым у *Dixinae*, а у личинок рода

Chagasia, группы, наиболее примитивной из *Anophelini*, мы имеем сходное с *Dixinae* развитие ряда краевых волосков на наружной стороне задних лопастей, доходящих, как у *Dixinae*, почти до самых стигм [ср. Edwards, (1932), табл. 5, фиг. 8 — *Chagasia fajardoi* Neiva]. У всех остальных *Anophelini* и *Culicini* стигмальная пластинка несет тонкую кутикулярную оторочку. Относительно другого представителя подрода *Chagasia* — *Ch. bethanus*— Curry (1928) упоминает, что движение личинок, живущих в тех же условиях, что и личинки *Dixinae*, очень напоминает движение последних. Повидимому, сходную биологию и поведение имеют и другие виды подрода *Chagasia* [ср., например, Dyar (1928) относительно *Ch. fajardoi*]. Необходимо отметить и способность ползать, сохранившуюся у ряда видов *Anopheles*. Личинки *Anopheles*, будучи связаны с поверхностью воды в отношении дыхания и питания, имеют ряд приспособлений к жизни непосредственно под поверхностной пленкой (поворот головы на 180° при питании, развитие плечевых клапанов и звездчатых волосков как поддерживающих образований и др.). Эта тесная связь у большинства *Anophelini* с поверхностью воды у некоторых видов может ослабевать. В простейшем случае это ослабление выражается в том, что личинки (*A. bifurcatus*, *A. plumbeus*, *A. superpictus*), будучи потревожены, быстро опускаются на дно и проводят там значительное время, тогда как личинки других видов обычно редко и на короткое время покидают поверхность воды. Морфологически эта особенность выражается разве только в некоторых особенностях усиления склеротизации стигмальной пластинки как результата более интенсивного воздействия на нее закрывающей ее мускулатуры. На способе питания и на других особенностях это не сказывается. Однако среди личинок *Anopheles* есть и такие формы (*A. turkhudi*), которые нормально не прилегают всей спинной стороной к поверхности воды, а только задним концом, т. е. стигмальной пластинкой. Они питаются не с поверхности воды, а, подобно личинкам *Culicini*, под ее поверхностью и связаны с последней только дыхательной функцией. Это вызывает соответственные изменения ряда признаков. Так, согласно Puri (1931) голова их имеет более округлую форму с выпуклыми боковыми краями и относительно узким затылочным отверстием, антенны более длинные, чем у остальных личинок *Anopheles*, и фронтальные волоски слабо развитые, боковые лопасти верхней губы сильно расставленные, остальные ротовые органы имеют ряд признаков, отклоняющихся от типичных *Anopheles*, звездчатые волоски на I—III и VII сегментах брюшка и на заднегруди рудиментарны. Кроме того, их стигмальная пластинка в виде треугольника, т. е. по общей форме, приближается к таковой у *Culicini*. Совокупность всех этих адаптивных изменений позволяет рассматривать личинку *A. turkhudi* как форму, переходную к *Culicini*. Наоборот, среди последних ряд видов рода *Uranotaenia*, характерного горизонтальным положением тела личинок под поверхностью воды, приобретает некоторые признаки, сходные с таковыми у *Anopheles*, в частности резко удлиняется голова и относительно укорачиваются антенны (*U. alboabdominalis* и др.). То обстоятельство, что Puri (1931) при описании личинок *A. turkhudi* не связывал перечисленных отклонений в их морфологии с особенностями их биологии, говорит за беспристрастность данного описания и за полную достоверность отмеченных признаков.

Личинки *Culicini* дают дальнейшие звенья в цепи переходов к формам, все более утрачивающим связь с поверхностью воды. Переход от питания с поверхностной пленки воды к питанию планктоном или налетами на поверхности различных подводных предметов происходит вначале без изменения типа дыхания, остающегося для огромного большинства родов и видов атмосферным. Этот переход соответствующим образом вызывает значительные изменения в развитии хетотаксии тела, в строении головы и ее придатков и сопровождается удлинением дыхательной трубки. Хетотаксия личинок *Anopheles*, развитая на боковых и брюшной сторонах тела и укороченная и специально видоизмененная на спинной, изменяется в сторону более равномерного ее развития во все стороны в целях образования вокруг личинки достаточно обширной чувствительной зоны, способной улавливать малейшие колебания во внешней среде, при наличии которых личинки быстро меняют свое местоположение. Wesenberg-Lund (1918) с полным правом рассматривает это как биологическое приспособление для защиты от хищников. Он же (1921) первый отметил коррелятивную связь между типом питания (планктонным и с субстрата) и степенью развития головы, антенн, фронтальных волосков и строением ротовых частей. Martini (1931) прибавляет к этому «комплексу Wesenberg-Lund'a» длину сифона и ширину трахейных стволов. К этому можно добавить изменение отношения ширины головы к ее длине.

При переходе от смешанного (планктонного и с субстрата) типа питания к чисто планктонному наблюдается: 1) увеличение размеров головы, относительно большее в длину, чем в ширину; 2) удлинение антенн и более сильное развитие антеннального пучка; 3) удлинение и более богатое ветвление фронтальных волосков головы; 4) бóльшая дифференцировка и удлинение пучков шире расставленных боковых лопастей верхней губы, сопровождающееся исчезновением гребневидных образований на концах волосков внутренних пучков боковых лопастей; 5) уменьшение зубов мандибул, а также различных шипов за счет увеличения и удлинения волосков; 6) общее увеличение и изменение формы максилл, значительно бóльшая их подвижность, замена шипов волосками с особенно сильным развитием апикального пучка; 7) удлинение дыхательной трубки в целях увеличения радиуса сферы воды, облавливаемой личинками без перемены местоположения. Типичными формами с планктонным типом питания являются личинки *Culicella*, *Culex*, *Mansonia* и др.

Дальнейшей специализацией, ведущей к ослаблению связи с поверхностью воды и связанной с дыханием, является переход к дыханию кислородом, или покрывающим в виде пузырьков поверхность водных растений или входящим в состав воздуха их воздухоносных полостей и сосудов. Этот переход не сопровождается заметным усилением способности к кожному дыханию. Среди представителей трибы *Culicini* имеются роды и виды, образующие ряд постепенных морфологических и физиологических переходов от дыхания атмосферным воздухом к активному поглощению кислорода из тканей растений.

Мною было описано (Мончадский, 1924, 1927, 1930), что все личинки *Culicidae*, дышащие с поверхности воды атмосферным воздухом, во время погружения вглубь захватывают при помощи стигмальной пластинки небольшой пузырек воздуха, нормально служа-

щий им для преодоления пленки поверхностного натяжения при последующем подъеме. По наблюдениям Wesenberg-Lund (1920) и Martini, личинки *Aëdes excrucians*, *Culicella morsitans* и др. значительное количество времени проводят в глубине водоемов или лежа на их дне или около подводных частей растений. Авторы наблюдали, что они при этом прикладываются полураскрытой стигмальной пластинкой к пузырькам кислорода. Крючкообразную форму волосков на заднем клапане стигмальной пластинки они рассматривали как приспособление к прикреплению к различным подводным предметам, на поверхности которых находятся пузырьки газа. Мною описано (1924, 1927, 1930), что при раскрывании стигмальной пластинки захваченный пузырек воздуха выступает своим выпуклым мениском за поверхность пластинки и при соприкосновении с поверхностной пленкой прорывает ее и устанавливает контакт с атмосферным воздухом. Аналогичное явление происходит и в случае с пузырьками кислорода. Используя их для дыхания, личинки длительное время, измеряемое часами, могут проводить на глубине, не поднимаясь на поверхность.

Hopkins (1936) описал биологию и типы дыхания у личинок различных видов рода *Ficalbia*, которые заполняют ряд биологических и морфологических приспособлений, идущих от вышеописанных личинок *Aëdes excrucians* и *Culicella* к личинкам *Mansonia*, хотя эти исходные, наименее специализированные звенья ему остались неизвестными. Hopkins отмечает, что личинки всех видов рода *Ficalbia*, за исключением *F. plumosa*, обязательно встречаются в водоемах, богатых водной растительностью, преимущественно *Pistia stratiotes*. Согласно Hopkins, наименее специализированные личинки *Ficalbia* дышат атмосферным воздухом, но в некоторых случаях могут получать кислород из воздуха, скопляющегося на нижней поверхности листьев водных растений (*Pistia* и др.). Поскольку эта особенность является факультативной, у личинок отсутствуют какие-либо специальные приспособительные видоизменения или они ничтожны. У личинок *F. splendens* и представителей подрода *Ingramia* в связи с тем, что они, как правило, дышат воздухом, находящимся под нижней поверхностью листьев, имеются заметные изменения клапанов стигмальной пластинки. Боковые ее клапаны, как указывает Hopkins, образуют направленные вперед крепкие крючки, поддерживающие личинку при дыхании с нижней поверхности листа. У личинок *F. perplexens* видоизменения еще глубже. Их дыхательная трубка очень сильно сужена на дистальном конце и вместе с клапанами образует род острия, которое, можно предполагать (прямые наблюдения отсутствуют), вводится в ткани растений. Наконец, *F. pallida* является наиболее специализированным звеном среди личинок *Ficalbia*, сближающим их с личинками *Mansonia*, с которыми они совместно встречаются. У *F. pallida* сифон и стигмальная пластинка видоизменены в буравящий орган, отличающийся от такового у *Mansonia* меньшей вытянутостью терминальной части, гомологичной стигмальной пластинке, и большей длиной трубки сифона.

Повидимому, в вышеописанный ряд должны быть включены и личинки рода *Aëdomyia*, имеющие наряду со многими особенностями некоторые черты сходства с личинками *Ficalbia*. В частности, боковые клапаны стигмальной пластинки у них вытянуты, заострены и крючкообразно изогнуты. Они, так же как личинки *Ficalbia*, свя-

заны с водоемами, в которых имеется *Pistia* или *Potamogeton*, среди зарослей которых их обычно находили. Howard, Dyar и Knab (1912—1917), Dyar (1928) и другие авторы, исходя из слабого развития у них трахейной системы и особенностей строения антенн, считали, что у них преимущественно кожное дыхание и что их широкие, дугообразно изогнутые, уплощенные антенны имеют дыхательную функцию. Однако наблюдения Ingram (1912) и особенно Hopkins (1936) показывают, что личинки *Aëdomyia*, подобно *Ficalbia*, дышат воздухом, находящимся на нижней поверхности листьев *Pistia* или заключенным в стеблях *Potamogeton*. При этом их антенны служат им для удержания тела в положении, сходном с таковым у личинок *Mansonia*.

Описанный ряд морфологических и биологических адаптаций к переходу от дыхания атмосферным воздухом к использованию для этого воздуха из тканей водных растений, повидимому, не является простым морфологическим рядом, звенья которого не связаны между собой общностью происхождения. Поскольку роды *Theobaldia* (в частности подрод *Culicella*), *Ficalbia*, *Aëdomyia* и *Mansonia* по ряду признаков очень близки между собой [Edwards (1932) объединяет эти роды в одну надродовую группировку], этот ряд можно считать имеющим и филогенетическое значение и иллюстрирующим один из специализированных путей эволюции личинок, в своей совокупности направленной ко все более и более глубокому приспособлению к жизни в водной среде и к ослаблению связи с атмосферным воздухом.

У хищных личинок *Chaoborinae* (подробнее см. Мончадский, 1937), наиболее давно и полно приспособившихся к хищному типу питания, эволюция, как упоминалось выше, шла в двух направлениях. Личинки родов *Mochlonyx*, *Cryophila* и *Chaoborus* образуют ряд переходов от связанных с поверхностью воды (*Mochlonyx martinii* Edw.) до чисто планктонных форм. У них чем меньше выражена связь с поверхностью воды, тем глубже и совершеннее приспособления к хищному типу питания. С другой стороны, среди *Chaoborinae* имеются формы (роды *Eucorethra* и *Corethrella*), приспособление которых к хищничеству не только происходило без ослабления связи с поверхностью воды, но, наоборот, было направлено к приспособлению к хищничеству именно в этих условиях. Что же касается хищных личинок *Culicinae*, то у них, как выше уже отмечалось, зашедшая далеко первоначальная специализация к растительноядному образу жизни и сравнительно небольшая давность возникновения перехода к хищничеству были причиной того, что связанные с этим переходом морфологические изменения оказались не столь глубокими и затронули главным образом ротовые части и голову личинок.

ВЫВОДЫ

1. Деление семейства *Culicidae* на подсемейства (*Dixinae*, *Chaoborinae* и *Culicinae*) и подсемейства *Culicinae* на трибы (*Anophelini*, *Megarhinini* и *Culicini*) совпадает как по личиночным, так и по имагинальным признакам. В пределах же наиболее обширной трибы *Culicini* роды, подроды и виды часто по личиночным признакам группируются иначе, чем по имагинальным.

2. Подобное несовпадение систем, построенных только по личиночным или только по имагинальным признакам, является след-

ствием и одновременно показателем того, что эволюция каждой из этих фаз жизненного цикла комаров шла разными путями и темпами и часто в разных направлениях.

3. Причинами этого различия путей эволюции личинок и взрослых особей следует признать различия в условиях существования личиночной и имагинальной фаз развития, следствием чего является качественное различие воздействующих на них отдельных факторов внешней среды, а также качественные различия между обеими фазами развития в отношении ведущих функций и адаптивной способности.

4. Характер и тип питания являются фактором, связывающим в одно целое процессы эволюции личинок и взрослых комаров. Типы питания каждой из питающихся фаз развития взаимно обусловлены. Изменения их у одной фазы влекут за собой компенсаторные изменения у другой фазы. Представители наиболее примитивного подсемейства *Dixinae* имеют растительноядных, ведущих амфибиотический образ жизни личинок и не сосущих крови, питающихся растительными соками взрослых комаров. У подсемейства *Chaoborinae* взрослые комары остаются первично растительноядными, а личинки становятся хищниками, давая две линии приспособлений к хищничеству — в условиях жизни у поверхностной пленки и в условиях пелагического образа жизни.

Представители третьего подсемейства (*Culicinae*), наоборот, в большинстве своем имеют растительноядных личинок, в различной степени приспособленных к существованию в одной среде, и взрослых комаров, приспособленных к сосанию крови наземных позвоночных. Однако в пределах этого подсемейства есть группы, указывающие на имевшее место впоследствии обратное изменение типов питания. Имеются роды (*Megarhinus*, *Lutzia* и др.), у которых личинки ведут хищнический образ жизни, имея в своем строении ряд черт, указывающих на прежде бывшее приспособление к растительноядному типу питания. Взрослые комары их или питаются растительными соками, но несут следы имевшей раньше место способности к кровососанию, или являются факультативными кровососами.

5. Первоначальные этапы эволюции семейства связаны, таким образом, или с переменой типа питания у взрослых комаров (переход к кровососанию у подсемейства *Culicinae*) или у личинок (переход к хищничеству у подсемейства *Chaoborinae*). Они, повидимому, были вызваны какими-то изменениями в условиях созревания половых желез, связанными с возникновением необходимости в более высококачественном белковом питании.

Случаи вторичных изменений типа питания в некоторых группах подсемейства *Culicinae*, повидимому, вызваны особенностями биологии личинок, живущих в условиях небольших замкнутых скоплений воды с неустойчивым кормовым режимом.

6. Основным направлением эволюции личинок комаров является все более и более глубокое приспособление к существованию в водной среде в условиях приспособления к тому или иному типу питания. Последний, находясь в коррелятивной связи с типом питания взрослых комаров, связывает в единый процесс на первый взгляд автономные пути эволюции личинок и взрослых комаров.

Отдел паразитологии ЗИН.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Boissezon P., Expériences au sujet de la maturation des oeufs chez les Culicidés, Bull. Soc. Path. exot., 22, 683—689, 1929.
[2] Curry D. P.. A new Anopheline mosquito, Anopheles (Chagasia) bathanus Dyar, discovered in the Canal Zone, Amer. Journ. Trop. Med., 8, 243—248, 1. 28.
[3] Dyar H. G., The mosquitoes of the Americas, Carnegie Inst., p. 1—616, Washington, 1928.
[4] Edwards F. W., Quart. Journ. Geol. Soc., 79, 139—155, 1928.
[5] Edwards F. W., Fam. Culicidae in P. Wyttsman. Genera Insectorum, fasc. 194, p. 1—258, Bruxelles, 1932.
[6] Hopkins G. H. E., Mosquitoes of the Ethiopian region. 1. Larval bionomics of mosquitoes and taxonomy of culicine larvae, p. 1—280, London, 1936.
[7] Howard L. O., Dyar H. G., Knab F., The mosquitoes of North and Central America and the West Indies, Carnegie Inst., I—IV, p. 1—520, 1—180 (табл.), 1—523, 524—1064, Washington, 1912—1917.
[8] Huff C. G., Ovulation requirements of Culex pipiens, Biol. Bull., 56, 347, 1929.
[9] Ingram A., Notes on the mosquitoes observed at Bole, North Territ. of the Gold Coast., Bull. Ent. Res., 3 (1), 73—78, 1912.
[10] Mc Gregor M., Notes on the rearing of Stegomyia fasciata in London, Journ. Trop. Hyg., 1915.
[11] Mc Gregor M., Mosquito Surveys, London, 1927.
[12] Martini E., Über einige für das System bedeutungsvolle Merkmale der Stechmükken, Zool. Jahrb. Syst., 46 (4), 517—590, 1923.
[13] Martini E., Culicidae in Erw. Lindner, Die Fliegen der Palaearktischen Region, Lief., 33, 35, 38, 40, 46, 48 u. 53; p. 1—398, Stuttgart, 1929—1931.
[14] Martini E., Konvergenzen und Korrelationen im engen systematischen Raum, Zool. Anz., 93 (7—10), 239—262, 1931.
[15] Мончадский А., Новые данные о строении и действии дыхательного аппарата у личинок Culicidae, Труды Лгр. о-ва естеств., 64 (1), 83—93, 1. 24
[16] Montschadsky A., Die Stigmalplatten der Culicidenlarven, Zool. Jahrb. Syst., 58 (4), 542—606, 1930.
[17] Мончадский А., Личинки комаров СССР, стр. 1—383, изд. АН СССР, 1936.
[18] Мончадский А., К познанию личинок комаров (Личинка Cryophila lapponica Mart.), Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, VII, 1937 (в печати).
[19] Puri J. M., Larvae of anopheline mosquitoes, with full description of those of the indian species, Ind. Med. Res. Mem. № 21, p. 1—225, 1931.
[20] Schwetz J., Contributions à l'étude de la Biologie de *Taeniorhynchus* (*Mansonioides*) *africanus* et de *Taeniorhynchus* (*Coquilletidia*) aurites, Rev. Zool. Bot. Afr. 18: 311—329, 1930.
[21] Stempell W., Zur Physiologie und Oekologie der Dixa-Larven, Arch. f. Hydrobiol., 16, 329—336, 1925.
[22] Thompson M. T., Alimentary tract of the mosquito, Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. 32 (6), 145—202, 1905.
[23] Wesenberg-Lund C., Anatomical description of the larva of Mansonia e. t. c., Vidensk. Medd. Dansk. naturhist. For., 69. p. 278—328, 1918.
[24] Wesenberg-Lund C., Contributions to the biology of the Danish Culicidae. D, Kgl. Danske Vidensk. selsk. Skr., naturv. og. math. Afd. 8 Raekke, VII. 1, 3—208, 1920—1921.
[25] Wigglesworth V. B. W., The early stages of some West. African mosquitoes Bull. Ent. Res., 20 (1), 59-68, 1929.
[26] Wigglesworth V. B. W., Delayed metamorphosis in a predaceous mosquito larva and a possible practical application, Nature, 123: 59—68, 1929.

A. S. MONTSCHADSKY. DIE EVOLUTION DER LARVEN UND IHRE BEZIEHUNG ZU DER EVOLUTION DER IMAGINES IN DER FAMILIE *CULICIDAE*

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Teilung der Familie *Culicidae* in 3 Unterfamilien (*Dixinae, Chaoborinae* und *Culicinae*) und der Unterfamilie *Culicinae* in Tribus (*Anophelini, Megarhinini und Culicini*) stimmt wie nach den larvalen, so auch nach den imaginalen Merkmalen überein. In den Grenzen der artenreichen Tribus *Culicini* gruppieren sich die Gattungen, Untergat-

tungen und Arten nach den larvalen Merkmalen oft anders, als nach den imaginalen.

2. Ein gleiches Nichtübereinstimmen der Systeme, die nur nach larvalen oder nur nach imaginalen Merkmalen gebildet werden, ist die Folge und gleichzeitig ein Zeichen dessen, dass die Prozesse der Evolution jeder Phase des Lebenszyklus der Mücken in verschiedenen Richtungen vor sich gegangen sind.

3. Als die Ursachen der Verschiedenheit der Bahnen und Richtungen der Evolution der Larven und der Imagines ist die Verschiedenheit der Lebensbedingungen der larvalen und der imaginalen Phase zu betrachten. Daraus folgt die prinzipielle Verschiedenheit in der Wirkung auf die beiden Phasen vieler äusseren Faktoren (z. B. Temperatur, Feuchtigkeit, Sonnenradiation, O_2-Gehalt u. a. m.), wie auch die prinzipiellen Unterschiede zwischen den Phasen des Lebenszyklus in bezug auf die leitenden Funktionen und ihre Adaptationsfähigkeit.

4. Der Ernährungstypus ist der Faktor, der die Evolutionsprozesse der Larven und der Imagines in einen gemeinsamen Prozess vereinigt. Die Ernährungstypen jeder Phase sind gegenseitig bedingt. Ihre Veränderungen bei einer Phase veranlassen Kompensationsveränderungen bei der anderen. Die Vertreter der primitiven Unterfamilie *Dixinae* haben räuberische phytophage, oder richtiger omnivore Larven mit amphybiotischer Lebensweise und Imagines, die kein Blut saugen und sich von Pflanzensäften nähren. Bei der Unterfamilie *Chaoborinae* bleiben die Imagines als primäre Phytophagen, die Larven aber werden Räuber und bilden zwei Linien der Anpassung zur räuberischen Lebensweise: die eine (Mochlonyx, Cryophila, Chaoborus) — in Bedingungen pelagischer Lebensweise, die andere (Eucorethra und Corethrella) mit der Oberfläche des Wassers gebunden.

Die Vertreter der dritten Unterfamilie (Culicinae) haben im Gegenteil in ihrer Mehrzahl phytophage (omnivore) Larven, die in verschiedenem Grade an das Leben im Wasser adoptiert sind, und Imagines, die an das Blutsaugen bei Landwirbeltieren angepasst sind. In dieser Unterfamilie gibt es jedoch Gruppen, die auf eine später folgende sekundäre Änderung der Ernährungstypen schliessen lassen. Es gibt Gruppen, deren Larven eine räuberische Lebensweise führen, in ihrem Bau aber eine Reihe von Merkmalen besitzen, die auf eine frühere Anpassung zum phytophagen Ernährungstypus hinweisen (Megarhinini, Psorophora, viele aus der Gruppe der Sabethini, Lutzia u. a. m.). Ihre Imagines nähren sich entweder von Pflanzensäften, tragen aber Spuren früherer Anpassung an das Blutsaugen, oder sind fakultative Blutsauger.

5. Die ursprüngliche Geschichte der Familie *Culicidae* steht folglich mit dem Wechsel des Ernährungstypus, entweder bei den Imagines (der Übergang zum Blutsaugen in der Unterfamilie *Culicinae*) oder bei den Larven (der Übergang zur räuberischen Lebensweise in der Unterfamilie *Chaoborinae*) in Verbindung. Dieser Änderungstypus scheint durch irgend welche veränderte Bedingungen der Eireifung hervorgerufen zu sein, im Zusammenhang mit dem Bedürfnis an vollwertige tierische Eiweissnahrung.

Die Fälle der sekundären Änderungen des Ernährungstypus bei einigen Gruppen der Unterfamilie *Culicinae* hängen scheinbar mit den Eigentümlichkeiten der Biologie der Larven, die meistens in kleinen geschlossenen Gewässer (Baumhohlen, Blattwinkel u. a.) mit ungenügender ober

unbeständiger Nahrungsmenge brüten, zusammen. Unter diesen Bedingungen gehen die Larven von der Phytophagie durch den Kannibalismus zum Räuberleben über. Die ihnen entsprechenden Imagines gehen mit einiger oft sehr grossen Verspätung von dem obligaten und danach fakultativen Blutsaugen zu der reinen Phytophagie über.

6. Die Grundrichtung der Evolution der Culicidenlarven besteht in einer immer tieferen Anpassung an die Lebensweise im Wasser, die sich parallel mit der Adaptation an diesen oder jenen Ernährungstypus verwirklicht. Der Ernährungstypus, der bei den Larven und Imagines in korrelativem Zusammenhang steht, vereinigt die auf den ersten Blick autonomen Bahnen und Richtungen der Evolution beider Phasen.

ПРЕНИЯ ПО ДОКЛАДУ А. С. МОНЧАДСКОГО

Докладчику был задан ряд вопросов: о возможности попадания и переваривания пищи в дивертикулах (Кожанчиков), о соотношении между длиной антенны у хищных личинок (Кожанчиков), о переваривании пищи в зобу у *Chaoborinae* (проф. Е. Н. Павловский). Докладчик указывает соответствующие места в докладе.

Проф. К. К. Сент-Илер задает вопрос о том, имеются ли различия в строении внутренних органов взрослых, имеющих личинок с различными типами питания. Докладчик отвечает, что изучение этого вопроса стоит у него на очереди.

Доцент Махотин отмечает, что докладчик в отношении выводов о дивергентной эволюции смыкается с положениями Мюллера (1929), который, правда, на гораздо меньшем материале, пришел к аналогичным выводам в отношении стрекоз, у которых наиболее примитивные группы обладают нимфами, более близкими к взрослым формам, и наоборот.

Подобные случаи дивергентной эволюции отдельных фаз отмечались для различных групп животных. Они не находят отражения в существующих схемах, им нужно уделять больше внимания и дать определенное наименование.

Доцент Е. С. Смирнов отмечает интерес приведенных в докладе фактов и соображений, особенно в части соотношения между морфологией и филогенией группы и построения схемы эволюции и филогении комаров.

Проф. В. А. Догель отмечает умелое сочетание в докладе биологической, сравнительно-анатомической и систематической сторон вопроса, сосредоточенных вокруг одной группы, являющейся примером исключительного разнообразия в отношении личинок. В заключение он выражает свое несогласие с докладчиком в истолковании признака укороченности антенны у хищных личинок *Culicini* как вторичного.

Проф. В. Н. Беклемишев отмечает, что доклад представляет собою большой интерес в изучении комаров в целом. Работа развивает на богатейшем материале уже существовавшие у прежних авторов тенденции, но является по сравнению с последней работой Мартини большим шагом вперед и много дает для понимания личинок как определенных экологических типов.

Наиболее интересен вопрос о связи между системами взрослых комаров и их личинок и их эволюцией, т. е., если говорить о си-

стематике, вопрос о корреляции признаков между личиночной и взрослой фазами. Любопытно, что здесь корреляция имеет место не только внутри семейства в целом, но и в отношении отдельных особей, т. е. является одновременно и физиологической корреляцией. Тут есть и экспериментальные данные по роду *Culex*. Для остальных групп (особенно для *Anopheles*) эта взаимосвязь между типами питания еще экспериментально не доказана. Изучение этого вопроса представляет большой интерес и позволит раздвинуть дальше выводы, делаемые автором.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Б. Е. БЫХОВСКИЙ

ОНТОГЕНЕЗ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПЛОСКИХ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ЧЕРВЕЙ

На основании исследований над развитием моногенетических сосальщиков удается установить, что современная их система искусственна. В связи с этим автор делает попытку построения системы моногенетических сосальщиков на основании не только сравнительной анатомии, но и онтогенеза. Результатом указанных положений одновременно является построение новой системы плоских червей.

ВВЕДЕНИЕ

Задачей настоящего сообщения является установление родственных связей между отдельными группами плоских паразитических червей, а именно между моногенетическими сосальщиками (**Monogena**), дигенетическими сосальщиками (**Digena**), ленточными червями собственно (**Cestoda**) и так называемой группой *Cestodaria* (AMPHILINIDAE и GYROCOTYLIDAE). Попытка установления указанных связей нами делается в разной степени для разных групп. Основным моментом сообщения является установление филогенетических взаимоотношений у **Monogena**, причем не только для всей группы в целом, но и для отдельных, входящих в группу семейств. Далее особо важной мы полагали попытку выяснения филогенетического положения GYROCOTYLIDAE — группы, до последнего времени являющейся во многих отношениях загадочной.

На основании филогенетических соображений, изложенных далее, мы считаем возможным предложить новую систему для плоских паразитических червей,— систему, кардинально отличающуюся во многих своих частях от общепринятой современной.

Значение решения поставленных задач, несомненно, не только в том, что они проливают свет на темные моменты систематики, не только в том, что эти решения дают нам ключ к пониманию эволюционного процесса в пределах изучаемой группы, но и в том, что эти решения дают нам возможность правильного выяснения ряда вопросов биологии и развития плоских паразитических червей. Решение же последних является сплошь и рядом чрезвычайно существенным для ответа на чисто практические вопросы, связанные с лечебными, биологическими и профилактическими мерами борьбы с паразитическими червями и заболеваниями, вызываемыми ими.

Исследования филогении для низших червей чрезвычайно затруд-

няются тем обстоятельством, что прямые доказательства их эволюции, т. е. палеонтологические остатки, отсутствуют. Это обстоятельство заставляет обращать еще большее внимание на данные сравнительной анатомии и сравнительной эмбриологии. Однако, надо сразу же отметить, что на эмбриологические доказательства филогенетических взаимоотношений плоских паразитических червей в настоящее время не обращается достаточного внимания, причем для моногенетических сосальщиков, как это будет видно далее, эмбриологический материал и совсем не использовался.

Для паразитических животных известным критерием их филогенетических взаимоотношений, кроме указанных, могут еще служить моменты специфичности по отношению к хозяину (правило Фурмана для **Cestoda**; правило Быховского для **Monogena**) и данные по палеонтологической древности хозяина в связи со специфичностью паразита.

Использование последних чисто «паразитологических» критериев филогенеза, однако, весьма затруднительно и может привести зачастую к совершенно ошибочным заключениям, так как темп эволюционного процесса хозяина и паразита может быть совершенно различным, причем на чрезвычайно сильно эволюционирующем хозяине паразит может изменяться значительно медленнее или наоборот, что, несомненно, будет чрезвычайно затемнять картину и мешать правильно использовать указанные критерии. Надо полагать, что наличие весьма специализованной группы в качестве паразитов только на определенной, весьма древней группе хозяина не позволяет все же с достаточной уверенностью говорить о том, что и группа их паразитов является очень древней. Однако, подобные построения делаются достаточно часто. Примером может служить хотя бы точка зрения Фурмана на вопрос о филогенетических взаимоотношениях в пределах подкласса **Cestoda**. Фурман пишет: «Мы располагаем для установления филогенеза **Cestoda** данными по распространению различных отрядов **Cestoda** в позвоночных. Так, *Tetraphyllidea* (за исключением аберрантных PROTOCEPHALIDAE и MONTICELLIIDAE), также и *Tetrarhynchidea* (исключение—один вид) живут только в селяхиях. *Pseudophyllidea* отсутствуют в примитивных селяхиях, встречаются в морских *Telestea* и обычны в пресноводных рыбах и наземных позвоночных. *Cyclophyllidae* паразитируют только у птиц и млекопитающих и редко у рептилий и амфибий. На этом основании можно легко заключить, что ленточные черви древнейших позвоночных — селяхий являются примитивнейшими, а не *Pseudophyllidea*, как это принимают обычно». Нужно сразу же отметить, что, называя *Tetraphyllidea* «примитивнейшими», Фурман подразумевает, что это равнозначно «древнейшим», на что указывает и его изложенная далее филогенетическая схема. Между тем, ставить знак равенства между этими двумя понятиями совершенно недопустимо, так как вовсе не обязательно, чтобы древнейшие формы были при этом примитивнейшими (нам кажется, что зачастую имеют место как-раз противоположные отношения). Приведенный пример указывает на характер рассуждений при применении «паразитологических» критериев филогенеза. Сам по себе приведенный пример нам в настоящий момент не важен, отметим только, что положение Фурмана может быть по существу и правильно, однако основания, указанные автором, ни в коей мере не могут быть сочтены за достаточные.

В наших построениях мы применяем всевозможные группы доказательств филогенетических взаимоотношений для интересующих нас животных, однако значение их, исходя из специфики объектов, мы расцениваем различно.

Наибольшее значение мы придаем данным онтогенетического развития, считая, что применение их для выяснения взаимоотношений крупных групп плоских паразитических червей дает наиболее твердые и убедительные результаты.

Данным сравнительной анатомии мы придаем меньшее значение, используя, однако, и их для крупных групп в значительной степени. Большое значение мы придаем этой группе данных при рассмотрении более мелких группировок, уже в пределах отдельной крупной группы.

Наконец, специфичность и данные по филогенезу хозяина мы используем уже в виде дополнения к предыдущим критериям.

I. Онтогенез и филогенетические взаимоотношения у Monogena

Существующие литературные данные о развитии моногенетических сосальщиков весьма недостаточны. В особенности это относится к сведениям о постэмбриональном развитии и о морфологии личинок моногенетических сосальщиков. Всего в настоящее время известно развитие представителей 10 родов, а именно: *Dactylogyrus* (*D. anchoratus* Duj., *D. crassus* Kulw., *D. vastator* Nyb.— работы Z. Kulwiez и др.), *Ancyrocephalus* (*A. vistulensis-A. siluri* Zandt — работы Siwak), *Gyrodactylus* (*G. medius, G. elegans* Nordm.— работы Kathariner и др.), *Epibdella* (*E. melleni* Mac Callum — работа Jahns u. Kuhn), *Dactylocotyle* (*D. luscae* Ben. & Hesse — работа Gallien), *Polystomum* (*P. integerrimum* Fröl. — работы Zeller, Halkin и др.), *Diplorchis* (*D. ranae* Ozaki — работа Ozaki), *Sphyranura* (*S. oligorchis* Alvey — работа Alvey), *Diplozoon* (*D. paradoxum* Nordm. — работа Zeller) и *Udonella* (*U. caligi* — работа Beneden). К сожалению, данные по *Udonella* настолько неточны, что их принимать во внимание не представляется возможным.

Нам за последние годы (1928—1936) удалось переисследовать часть уже исследованных родов, а также исследовать ряд новых, до настоящего времени не изученных родов и семейств. Всего нами исследованы следующие роды и виды: 1) *Dactylogyrus* (*D. vastator, D. wegeneri, D. crassus, D. anchoratus, D. cornu, D. fallax, D. crucifer*) и ряд других; 2) *Ancyrocephalus* (*A. siluri, A. bichowskii, A. cruciatus*); 3) *Gyrodactylus* (около 15 видов); 4) *Polystomum* (*P. integerrimum*); 5) *Diplozoon* (*D. paradoxum*); 6) *Diplectanum* (*D. echeneis*); 7) *Calceostoma* (*C. inerme*); 8) *Nitzschia* (*N. elegans*); 9) *Octobothrium* (*O. alosae*); 10) *Microcotyle* (*M. mugili*); 11) *Heteroonchus* n. gen. (*H. buschkieli* n. sp.); 12) *Tetraonchoides* n. gen. (*T. paradoxus* n. sp.[1]).

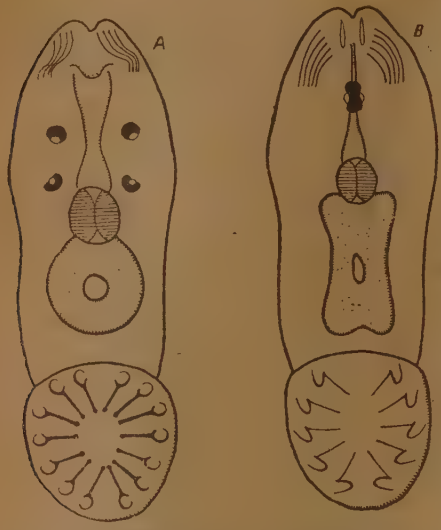
Всего, таким образом, мы располагаем данными по развитию 17 родов, относящихся к следующим 10 семействам: DACTYLOGYRIDAE (*Dactylogyrus, Ancyrocephalus, Diplectanum, Heteroonchus*), CALCEOSTOMIDAE (*Calceostoma*), TETRAONCHIDAE (*Tetraonchoides*), TRISTOMIDAE (*Epibdella, Nitzschia*), UDONELLIDAE (*Udonella*), POLYSTO-

[1] Описание обоих новых видов см. Паразитологический сборник ЗИН Академии Наук СССР, № 8.

MIDAE (*Polystomum, Diplorchis*), SPHYRANURIDAE (*Sphyranura*), OCTOCOTYLIDAE (*Octobothrium, Dactylocotyle, Diplozoon*), MICROCOTYLIDAE (*Microcotyle*) и GYRODACTYLIDAE (*Gyrodactylus*).

Совершенно неисследованным осталось развитие всего 4 семейств. (PROTOGYRODACTYLIDAE, MONOCOTYLIDAE, ONCHOCOTYLIDAE и DICLIDOPHORIDAE).

Личинок всех исследованных форм можно отнести к двум основным типам, сильно отличающимся друг от друга и характеризующим, по нашему мнению, две основные группы моногенетических сосальщиков.



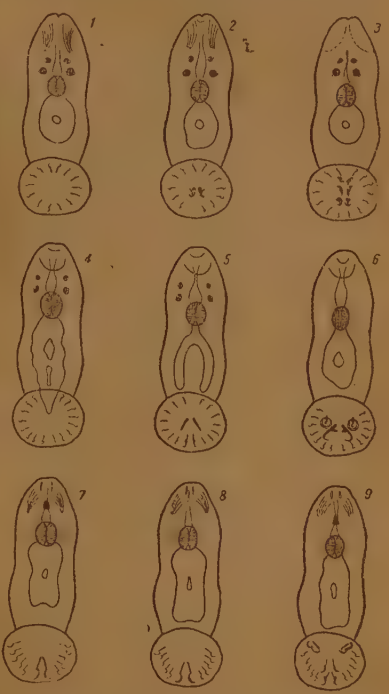
Фиг. 1. Личиночные типы *Monogenoidea*: *B* — второй личиночный тип, характерный для *Octocotylidae* и *Microcotylidae*. *A* — первый личиночный тип, характерный для всех остальных *Monogenoidea*

Первый тип личинок (фиг. 1), характерный для всех исследованных моногенетических сосальщиков за исключением OCTOCOTYLIDAE и MICROCOTYLIDAE, отличается наличием на прикрепительном диске большого числа (14—16) так называемых боковых крючков. Эти крючки построены у личинок этой группы в основном по одному типу — это так называемый тип боковых крючков *Dactylogyrus* (см. Bychowsky, 1933 в.). Характерным отличием этого типа крючков является твердая, негнущаяся рукоятка, развивающаяся постепенно, а также сильно развитое и изогнутое острие крючка (фиг. 2). Обычно личинки этого типа имеют четыре хорошо развитых глаза, хотя у части форм (*Tetraonchoides, Sphyranura*) глаза могут полностью отсутствовать.

Второй тип личинок, характерный для OCTOCOTYLIDAE и MICROCOTYLIDAE, отличается наличием на прикрепительном диске сравнительно малого числа боковых крючков (10). Эти крючки построены по иному типу, чем крючки личинок первой группы. Рукоятка крючков этого типа напоминает тонкую, легко гнущуюся эластичную пластинку, острие крючка — более вытянутое в длину и относительно более слабо развитое. Личинки этого типа обычно имеют один двойной глаз или два отдельных глаза. Так же как и у личинок первой группы, иногда глаза полностью отсутствуют (*Dactylocotyle*).

Наличие боковых крючков, а также их число являются признаком, чрезвычайно характерным не только для личинок моногенетических сосальщиков, но и для взрослых форм. Нужно отметить только, что у последних из-за малой величины боковых крючков их нередко не замечают при исследовании (в некоторых случаях все боковые крючки у взрослой формы вообще заметить не представляется возможным). Постоянство числа боковых крючков можно

иллюстрировать рядом примеров: у обоих родов *Protogyrodactylidae* число боковых крючков равно 12; у *Dacty'ogyridae* (20 родов) 16 родов имеют по 14 боковых крючков, один — 12(?), два — по 2 боковых крючка (?!) и один совсем не имеет (??!). (Повидимому, данные по четырем последним родам неверны и основаны на недостаточно внимательном изучении объектов.) У единственного достаточно изученного в этом отношении рода MONOCOTYLIDAE число боковых крючков равняется 14; у четырех изученных родов TRISTOMIDAE число боковых крючков тоже равно 14; у POLYSTOMIDAE и SPHYRANURIDAE число боковых крючков у большинства родов и видов равно 16 и у одного рода 14; у GYRODACTYLIDAE (2 рода) число боковых крючков равно 16.



Фиг. 2. Изменение прикрепительного диска у личинок *Monogenoidea*. Два верхних ряда относятся к первому личиночному типу, нижний к второму. *1* — личинка *Dastylogyrus*, *2* — личинка *Calceostoma*, *3* — личинка *Nitzschia*, *4* — личинка *Polystomum*, *5* — личинка *Diplorchis*, *6* — личинка *Sphyranura*, *7* — личинка *Octobothrium*, *8* — личинка *Dactylocotyle*, *9* — личинка *Microcotyle*

Таким образом, для всех многочисленных сосальщиков, относящихся к первой группе, мы видим, что число боковых крючков вариирует незначительно — от 12 до 16, причем большей частью оно равно 14. Одновременно с боковыми крючками на ряде личинок мы наблюдали так называемые срединные крючки. Для этих крючков характерно их увеличение в числе у ряда форм, причем увеличение числа крючков мы наблюдаем параллельно как у личинок первой, так и второй группы.

Примером для данного положения может служить хотя бы следующий ряд личинок первой группы. У *Dactylogyrus* личинка совершенно лишена срединных крючков; у *Calceostoma* личинка имеет одну пару срединных крючков; наконец, у *Nitzschia* личинка имеет уже три пары срединных крючков.

У взрослых форм мы наблюдаем точно так же наличие срединных крючков, причем частично эти срединные крючки закладываются не во время развития яйца, а уже значительно позже. Так, у *Dactylogyrus* взрослая форма имеет два срединных крючка, а личинка, как указано выше, не имеет их совершенно; у *Ancyrocephalus* взрослые черви имеют две пары срединных крючков, а личинки имеют всего одну пару и т. д.

Таким образом, многие формы как бы проходят стадию более «примитивных» родов. Например, *Ancyrocephalus* проходит стадию «*Dactylogyrus*» и т. д.

Далее следует отметить, что у личинок обоих типов могут про-

исходить еще бо́льшие усложнения в строении вооружения прикрепительного диска. Так, например, у *Sphyranura* (личинка первого типа) на месте одной пары крючков уже имеется пара слабо развитых присосок, характерных для взрослых животных. У второго типа личинок, как, например, у *Microcotyle*, у уже вышедшей из яйца личинки имеется одна пара так называемых клапанов, которые (в большом числе) являются характерным прикрепительным органом взрослых животных.

Судьба и боковых и срединных крючков при дальнейшем развитии личинок во взрослое животное может быть двоякая: либо все эти прикрепительные образования сильно увеличиваются в размерах (боковые крючки в меньшей степени, чем срединные) и в течение всей жизни животного играют роль прикрепительных органов, как, например, у DACTYLOGYRIDAE, либо постепенно они теряют свое прикрепительное значение (иногда не увеличиваясь в размерах совершенно, а иногда и увеличиваясь и в размерах и в числе — последнее относится к срединным крючкам) и становятся как бы «остаточными» образованиями.

В последнем случае, т. е. при потере хитиноидным вооружением прикрепительного диска личинок своего значения, органами прикрепления становятся различные образования.

У личинок первого типа хитиноидное вооружение может заменяться:

1) разрастающимся прикрепительным диском, превращающимся в результате как бы в «присоску» [CALCEOSTMIDAE, MONOCOTYLIDAE, TRISTOMIDAE, UDONELLIDAE (?)];

2) разрастающимся прикрепительным диском, на котором образуются наново особые присоски, которые и служат в основном для прикрепления [POLYSTOMIDAE, SPHYRANURIDAE, ONCHCOTYLIDAE (?)];

3) образующимся заново прикрепительным диском, не гомологичным диску личинки *Acanthocotyle*.

У личинок второго типа хитиноидное вооружение может заменяться:

1) заново образующимися на несколько разрастающемся диске клапанами, которые и принимают на себя функцию прикрепления (OCTOCOTYLIDAE, MICROCOTYLIDAE);

2) повидимому, так же может происходить на разрастающемся диске образование присосок с клапанами (DICLIDOPHORIDAE). Из-за отсутствия данных по развитию DICLIDOPHORIDAE эта группа нами относится только предположительно ко второму типу (на основании строения прикрепительного вооружения и половой системы).

Исходя из изложенного, мы можем теперь дать оценку филогенетического значения тех или иных органов прикрепления.

Основное значение следует придавать прикрепительным образованиям личинок (и взрослых PROTOCYRODACTULIDAE, DACTYLOCYRIDAE, CALCEOSTOMIDAE, TETRAONCHIDAE и т д.) как, образованиям, несомненно, имеющим более древнее происхождение чем остальные прикрепительные органы.

Все «вторичные» прикрепительные органы играют меньшую роль при выяснении филогенеза крупных групп моногенетических сосальщиков, но являются чрезвычайно важными для выяснения филогенеза в пределах последних.

Наконец, применение данных об анатомическом строении (главным образом половой системы) следует производить только после учета данных по строению прикрепительных органов, так как последние, несомненно, являются, как это видно из изложенного, чрезвычайно постоянными «филогенетическими» признаками.

Учитывая произведенную нами оценку тех или иных признаков, мы можем наметить следующие пути эволюции в пределах группы моногенетических сосальщиков.

1. Линия DACTYLOGYRIDAE — CALCEOSTOMIDAE — MONOCOTYLIDAE — TRISTOMIDAE.

Эта линия эволюции моногенетических сосальщиков характеризуется наличием 14 боковых крючков прикрепительного диска, увеличением числа срединных крючков от одной пары до трех (может быть и больше?) с последующим замещением крючков как органов прикрепления самим прикрепительным диском.

К этой линии развития в качестве побочной ее ветви следует отнести семейство PROTOGYRODACTYLIDAE, очень близкое к примитивным представителям этой линии, но отличающееся некоторыми особенностями строения полового аппарата и наличием 12 боковых крючков прикрепительного диска. В виде такой же побочной ветви следует рассматривать и семейство TETRAONCHIDAE и близкое к нему новое, еще не описанное семейство TETRAONCHOIDIDAE, характеризующиеся наличием 16 боковых крючков прикрепительного диска, затем по всей вероятности уменьшением числа срединных крючков и, наконец, последующим замещением крючков как органов прикрепления самим прикрепительным диском. Характерным признаком последней ветви, кроме того, является простой трубковидный кишечник.

Одним из характерных признаков для всей этой линии является наличие у более примитивных форм (подавляющее большинство) копулятивного органа, снабженного хитиноидным вооружением в виде трубки. Эта трубка у более высокоорганизованных форм линии постепенно исчезает, и копулятивный орган становится невооруженным.

Положение *Acanthocotyle* в связи с негомологичностью прикрепительного диска взрослой формы и личиночной не совсем ясно. Наконец, семейство UDONELLIDAE по всей вероятности близко к данной группе, но из-за недостаточной исследовательности мы затрудняемся устанавливать точно его положение в системе.

2. Линия GYRODACTYLIDAE — SPHYRANURIDAE — POLYSTOMIDAE — ONCHOCOTYLIDAE.

Эта линия характеризуется наличием 16 (в виде исключения 14) боковых крючков прикрепительного диска, постоянством, а частично увеличением числа срединных крючков (от 1 до 2 пар), с последующим появлением на прикрепительном диске присосок как органов прикрепления взрослых форм.

Эта весьма монолитная группа характеризуется, кроме указанного, еще появлением у более высокоорганизованных форм canalis genito-intestinalis. Для всех ее представителей характерно наличие на копулятивном органе вооружения в виде хитиноидных крючочков, располагающихся венчиком (строение и число их, несомненно, имеет систематическое значение). GYRODACTYLIDAE, являющиеся наиболее примитивными представителями этой группы, жи-

вородящи, что несколько затуманивает возможность их сравнения с остальными формами, однако, близость GYRODACTYLIDAE к трем остальным семействам — вне всякого сомнения.

Данных по развитию ONCHOCOTYLIDAE, как это уже указывалось ранее, у нас нет, и их сближение с остальными представителями нами сделано на основании сравнительно-анатомических данных. Надо только указать, что род *Diclibothrium* по всей вероятности отнесен к данному семейству ошибочно и его следует перенести в семейство OCTOCOTYLIDAE. Впрочем, этот вопрос в настоящее время еще не совсем ясен — ему мы предполагаем посвятить специальную работу.

3. Линия OCTOCOTYLIDAE — DICLIDOPHORIDAE (?) — MICROCOTULIDAE.

Эта линия характеризуется наличием у личинок 10 боковых крючков прикрепленного диска, увеличением числа срединных крючков и, наконец, замещением крючков (функционально) прикрепительными клапанами.

Для этой группы характерно также строение копулятивного органа (венец хитиноидных крючков), женской половой системы и наличие двух предротовых присосок. Положение DICLIDOPHORIDAE по указанным выше причинам не может быть установлено достаточно точно.

Исходя из намеченных путей эволюции в пределах группы **Monogena**, мы устанавливаем новое систематическое деление ее. Предлагаемая система, с нашей точки зрения, является в значительной степени более естественной, чем современная, общепринятая, хотя отдельные детали ее еще требуют последующей доработки.

Приводимая далее система доведена до семейства и подсемейств, причем роды указаны только типичные для той или иной группы [1].

Класс Monogenoidea (Beneden) Bychowsky (syn. Polystomoidea Baer).

Диагноз: *Cercomeromorphae,* имеющие во взрослом состоянии прикрепительный аппарат на заднем конце тела. Пищеварительная система имеется. Развитие прямое, без смены хозяев. Личинки имеют кишечник. Паразиты холоднокровных позвоночных, в виде исключения на паразитических ракообразных, головоногих и водных млекопитающих.

Подкласс I. Polyonchoinea n. subcl.

Диагноз: *Monogenoidea,* имеющие личинок с 12—16 боковыми крючками на прикрепительном диске, большей частью снабженных четырьмя глазами. Прикрепительный аппарат взрослых форм состоит из хитиноидного вооружения, расположенного на прикрепительном диске; последний может сам видоизменяться в мощную присоску или на нем могут образовываться особые присоски в числе 2—6. Ротовое отверстие располагается между двумя группами «головных» желез, иногда снабжено одной терминальной присоской.

Отряд 1-й. Dactylogyridea n. ord.

Диагноз: *Polyonchoinea,* имеющие личинок с 12—16 боковыми крючками на прикрепительном диске. Прикрепительный аппарат взрослых форм состоит из хитиноидного вооружения, расположенного на прикрепительном диске, последний у ряда форм видоизменяется

[1] Диагнозы, приводимые ниже, чрезвычайно коротки и не дают полной характеристики групп, однако совершенно достаточны для диагностических целей.

в мощную присоску. Копулятивный орган с хитиноидной трубкой или невооруженный. Головной конец снабжен двумя группами головных желез, часто образующих особые железистые «подушки», служащие для прикрепления; иногда последние образуют присоскообразные ямки. В последнем случае эти «присоски» никогда не связаны с ротовым отверстием.

1-й подотряд. Dactylogyrinea n. subord.

Диагноз: *Dactylogyridea*, во взрослом состоянии имеющие прикрепительный аппарат в виде хитиноидного вооружения, состоящего из 12—14 (16?) боковых крючков, 1—2 пар срединных и более или менее сложного соединительного аппарата (между срединными крючками). Копулятивный орган всегда с хитиноидной трубкой, семенник один. Кишечник двуветвистый, без боковых отростков и анастомоз; большей частью обе ветви кишечника сливаются на заднем конце вместе.

Семейство 1-е. DACTYLOGYRIDAE Bychowsky.

Диагноз (по Bychowsky, 1933): небольшие, до средней величины **Monogena.** Прикрепительный диск вооружен рядом боковых (большей частью 14) и 2—4 срединными крючками. Яйцекладущи. Яичник округлый, вагинальный проток имеется или отсутствует (?), желточники сильно развиты. Копулятивный орган вооружен хитиноидной трубкой и одной-тремя соединенными или нет с нею и между собою частями различной формы. Паразиты пресноводных и морских рыб.

1-е подсемейство. Dactylogyrinae Bychowsky.

Диагноз (по Bychowsky, 1933): DACTYLOGYRIDAE с прикрепительным диском, снабженным 2 срединными крючками и 14 боковыми. Имеется вагинальный проток, вооруженный или невооруженный. Яичник и семенник округлые. Кишечные стволы сзади сливаются. Паразиты пресноводных и в виде исключения морских рыб. Типичный род *Dactylogyrus* Diesing.

2-е подсемейство. Ancyrocephalinae n. subfam.

Диагноз: DACTYLOGYRIDAE с прикрепительным диском, снабженным 4 срединными крючками и 14 боковыми (в виде исключения может быть и 16 — необходима проверка!). Вагинальный проток имеется или отсутствует. Яичник и семенник большей частью округлые или колбовидные. Кишечные стволы могут сливаться на заднем конце или заканчиваться слепо. Паразиты морских и пресноводных рыб. Типичный род *Ancyrocephalus* Creplin.

3-е подсемейство. Diplectaninae (Monticelli) Bychowsky (syn. Lepidotreminae J. & T.).

Диагноз: DACTYLOGYRIDAE с прикрепительным диском большей частью с 14 боковыми и 4 срединными крючками и 2 особыми пластинкообразными органами («Squamodisc») с расположенными рядами чешуйковидными папиллами. У большинства родов, кроме того, тело в значительной части покрыто подобными чешуйковидными папиллами. Squamodisc у многих родов снабжен дополнительными крючками. Две пары глаз. Кишечные стволы не сливаются на заднем конце тела. Копулятивный орган простой или сложный, хитиноидный. Вагинальный проток имеется. Паразиты морских и пресноводных рыб. Типичный род: *Diplectanum* Diesing.

Любопытно отметить судьбу типичного рода этого подсемейства В 1903 г. Maclaren отнес представителей этого рода к роду *Tetra onchus* (*Ancyrocephalus* e. p.) в виде отдельного подрода. Далее

в 1909 г. Lühe сводит род *Tetraonchus* в синоним от рода *Ancyrocephalus* Creplin, и *Diplectanum* автоматически начинают относить к последнему роду. Затем уничтожается даже и особый подрод (Johnston & Tiegs) в ревизии *Gyrodactyloidea*, опубликованной в 1922 г. Одновременно с этим оба последних автора описывают новое подсемейство LEPIDOTREMINAE, которое отличается главным образом наличием squamodisc. На самом деле оказывается однако, что род *Diplectanum* ничего общего с *Ancyrocephalus* не имеет и что он как раз и характеризуется теми признаками, которые Johnston & Tiegs положили в основу своего подсемейства Lepidotreminae. Включение *Diplectanum* в род *Ancyrocephalus* было произведено последними авторами просто из-за незнакомства с соответствующей литературой. Таким образом, следует считать совершенно правым Monticelli, который в 1903 г. выделял *Diplectanum* в особое подсемейство Diplectaninae, синонимом которого, следовательно, является Lepidotreminae Johnston & Tiegs.

Семейство 2-е. PROTOGYRODACTYLIDAE Johnston & Tiegs.

Диагноз (по Johnston & Tiegs, 1922): *Dactylogyrinea* небольших размеров. Ширина и длина тела почти равны между собой. Сильно развитый прикрепленный диск снабжен двумя парами сравнительно крупных срединных крючков и многочисленными маленькими (12). Головные железы открываются на переднем конце в головные лопасти. Кишечник раздвоенный; стволы его сливаются на заднем конце вместе или заканчиваются слепо. Вагинальный проток отсутствует. Матка очень короткая. Cirrus из простой хитиноидной трубки, заключенной в мешок Cirrus. Желточная система весьма замечательна: она состоит из многочисленных желточных «трубок», распадающихся с каждой стороны тела на переднюю и заднюю группы (по отношению к яичнику). Поперечные желточные протоки объединяются в длинный медиальный проток, открывающийся в оотип. Задний поперечный проток желточников имеет явственное соединение с кишечным каналом. Паразиты пресноводных рыб. Типичный род *Protogyrodactylus* Johnston & Tiegs.

2-й подотряд. Tetraonchinea n. subord.

Диагноз: *Dactylogyridea* во взрослом состоянии имеют прикрепительный аппарат в виде хитиноидного вооружения, состоящего из 16 боковых крючков и 1—2 пар срединных и соединительного аппарата. Прикрепительный диск может становиться присосковидным. Копулятивный орган всегда с хитиноидной трубкой, семенник один. Кишечник в виде одного ствола.

Семейство 1-е. TETRAONCHIDAE (Monticelli) Bychowsky.

Диагноз: *Tetraonchinea*, во взрослом состоянии имеющие прикрепительный аппарат в виде хитиноидного вооружения, состоящего из 16 боковых крючков, 2 пар срединных и одной соединительной пластинки. Паразиты пресноводных и проходных рыб. Типичный род. *Tetraonchus* Diesing.

К этому подотряду относится также новое семейство TETRAONCHOIDIDAE (см. стр. 1355).

3-й подотряд. Monopisthocotylinea Odhner.

Диагноз (по Fuhrmann, 1928): моногенетические сосальщики с уплощенным округлым или вытянутым телом. Передний конец с боковыми или без боковых присасывательных ямок. На заднем конце находится большой прикрепительный диск в виде присоски,

часто подразделенный септами, большей частью с хитиноидными крючками. Глаза часто имеются. Глотка сильно развита. Кишечник раздвоенный, большей частью с боковыми ветвями. Мужское половое отверстие и отверстие матки медианно или сбоку тела. Семенники в числе 1—2 или большем. Вагинальный проток простой одиночный или двойной, реже отсутствует (?). Canalis genito-intestinalis всегда отсутствует. Живут на коже или жабрах морских рыб (в виде исключения на проходных и даже пресноводных).

Семейство 1-е. CALCEOSTOMIDAE (Parona & Perugia) Monticelli.

Диагноз (частично по Johnston & Tiegs, 1922): *Monopisthocotylinea*, у которых головные железы открываются более или менее рассеянно по обоим бокам головного конца. Прикрепительный диск проявляет тенденцию к образованию присоски, однако последняя еще менее развита, чем у последующих семейств. В связи с этим срединные крючки редуцируются и даже исчезают (?). Глаза имеются или отсутствуют. Кишечник с боковыми или без боковых ветвей. Семенник один. Яичник простой или ветвистый. Cirrus простой. Вагина имеется или отсутствует. Паразиты морских рыб. Типичный род *Calceostoma* Beneden.

Семейство 2-е. MONOCOTYLIDAE Taschenberg.

Диагноз (по Johnston & Tiegs, 1922): небольшие *Monopisthocotylinea*, не имеющие головных железистых органов, на месте которых открываются многочисленные железы. Прикрепительный диск превращен в присоску. Глаза имеются или отсутствуют. Семенник простой компактный или разбит на фолликулы. Яичник простой. Вагинальный проток имеется, обычно парный. Кишечник двуветвистый большей частью простой, реже с боковыми ветвями. Паразитируют на жабрах *Elasmobranchia*. Типичный род *Monocotyle* Taschenberg.

Это семейство обычно разбивается на два подсемейства — Monocotylinae и Pseudocotylinae, а некоторыми авторами даже выделяется еще и третье — Calicocotylinae. Нам в настоящее время из-за отсутствия данных по развитию представителей семейства подразделение его на подсемейства не представляется достаточно ясным, хотя по всей вероятности разбивка на два подсемейства является более или менее естественной. Особое положение в пределах семейства занимает род *Acanthocotyle* по причинам, уже несколько раз указанным выше.

Семейство 3-е. TRISTOMIDAE Monticelli.

Диагноз: средней величины или крупные *Monopisthocotylinea* с хорошо развитыми головными железистыми органами, часто имеющими присосковидную форму. Прикрепительный диск имеет вид крупной, мощной присоски. Глаза большей частью имеются. Семенник одиночный, двойной или из многочисленных фолликулов. Яичник большей частью простой. Вагинальный проток имеется или отсутствует. Кишечник двуветвистый, большей частью с боковыми ветвями. Паразиты морских рыб. Типичный род *Tristoma* Cuvier.

Семейство разбивается на два подсемейства — Ancyrocotylinae, характеризующиеся отсутствием септ на прикрепительном диске, и Tristominae, у которых задняя присоска разбита на части септами. Подразделение по всей вероятности естественное, но, так как данных по развитию Tristominae мы не имеем, окончательно решать вопрос о подразделении мы не считаем возможным.

Дополнение: семейство UDONELLIDAE Beneden & Hesse.

По причинам, указанным выше, положение этого семейства в системе *Monogenoidea* неясно. По всей вероятности это семейство является чрезвычайно деградировавшей группой *Monopisthocotylinea*.

Отряд 2-й. Gyrodactylidea n. ord.

Диагноз: *Polyonchoinea,* имеющие личинок с 16, реже 14 (?) боковыми крючками на прикрепительном диске. Прикрепительный аппарат взрослых форм состоит из хитиноидного вооружения, расположенного на прикрепительном диске; у более высокоорганизованных групп на прикрепительном диске имеются 2—6 присосок. Копулятивный орган с венчиком хитиноидных крючков или не вооруженный (?). Головной конец с двумя группами головных желез. Ротовое отверстие часто с терминальной присоской. Формы, не имеющие присосок на диске, живородящи, остальные яйцекладущи.

1-й подотряд. Gyrodactylinea n. subord.

Диагноз: *Gyrodactylidea,* во взрослом состоянии имеющие прикрепительное вооружение в виде хитиноидных 16 боковых крючков и с 1 парой срединных или без нее. У имеющих срединные крючки существует и соединительный аппарат. Кишечник двуветвистый с несливающимися на заднем конце ветвями. Живородящи.

Семейство 1-е. Gyrodactylidae Beneden & Hesse.

Диагноз: небольшие, удлиненные *Gyrodactylinea* с хорошо развитым прикрепительным диском, снабженным 16 боковыми крючками и 1 парой срединных. Последние могут отсутствовать. Яичник V-образный; вагинальный проток и желточники отсутствуют. Паразиты пресноводных и морских вод и головоногих. Типичный род *Gyrodactylus* Nordmann.

Выделение *Isancistrum* в особое подсемейство является искусственным, так так отсутствие срединных крючков в пределах данной группы не является признаком большого значения, как это, например, имеет место у *Dactylogyridea*.

2-й подотряд. Polyopisthocotylinea (Odhner) Bychowsky.

Диагноз (частично по Fuhrmann, 1928): *Gyrodactylidea* с более или менее вытянутым, уплощенным телом на заднем конце, несущем прикрепительный диск с хитиноидными крючками и 2—6 присосками. Часть, кроме того, имеет небольшой отросток диска, снабженный двумя маленькими присосками. Ротовое отверстие с простой одиночной присоской или присоскообразным расширением. Кишечник двуветвистый, часто с анастомозами, боковыми ветвями; большей частью кишечные стволы у заднего конца сливаются. Мужской копулятивный орган с венчиком хитиноидных крючков. Вагинальный проток часто имеется, обычно двойной. Canalis genito-intestinalis имеется. Яйцекладущи.

Семейство 1-е. POLYSTOMIDAE Carus.

Диагноз: уплощенные *Polyopisthocotylinea* с более или менее развитой ротовой присоской. Прикрепительный диск снабжен 6 присосками и хитиноидными крючками (14[1]—16 боковых; 1—2 пары срединных). Мужское половое отверстие и отверстие матки медианно. Влагалищные протоки двойные, открываются по бокам тела; в виде исключения отсутствуют. Паразиты амфибий и рептилий и, в виде

[1] Данные о 14 боковых крючках сомнительны, они — результат того, что 1 пара боковых бывает бо́льших размеров, чем остальные 14.

непроверенного исключения, на водных млекопитающих (гиппопотам). Типичный род *Polystomum* Zeder.

Семейство 2-е. SPHYRANURIDAE Poche.

Диагноз: уплощенные *Polyopisthocotylinea* с хорошо развитой ротовой присоской. Прикрепительный диск снабжен 2 присосками, 16 боковыми крючками и 1 парой срединных. Мужское половое отверстие и отверстие матки медианно. Влагалищных протоков нет или они заканчиваются слепо. Паразиты амфибий. Типичный и единственный род *Sphyranura* Wright & Mac Callum.

Семейство 3-е. ONCHOCOTYLIDAE Cerfontaine.

Диагноз (по Fuhrmann, 1928): ланцетовидные *Polyopisthocotylinea* с расширенным прикрепительным диском, который продолжается в маленький отросток. Прикрепительный диск несет на себе 6 больших присосок, каждая из которых несет по большому серпообразно изогнутому крючку. Отросток диска несет 2 маленькие присоски и между ними 2 маленьких крючка (срединные?). Ротовое отверстие терминально с большой присоской. Половое отверстие медианно. Вагинальный проток двойной. Кишечник двуветвистый, на заднем конце его ветви сливаются и заходят в прикрепительный диск. Паразиты *Selachia*. Типичный род *Onchocotyle* Diesing.

Это семейство нами отнесено к *Polyopisthocotylinea* на основании сравнительно-анатомических данных, так как, как это уже и указывалось, данных по развитию этой группы мы совершенно не имеем.

Подкласс II. Oligonchoinea n. subcl.

Диагноз: *Monogenoidea*, имеющие личинок с 10 боковыми крючками на прикрепительном диске, большей частью снабженных двумя или одним двойным глазом. Прикрепительный аппарат взрослых форм состоит из хитиноидных клапанов, расположенных на прикрепительном диске, иногда лежащих внутри присосок. Ротовое отверстие с двумя, тесно с ним связанными присосками.

Отряд 1-й. Octocotylidea n. ord.

Диагноз: *Oligonchoinea* с признаками подкласса.

Семейство 1-е. OCTOCOTYLIDAE Beneden & Hesse.

Диагноз (по Fuhrmann, 1928): неоднородное семейство эктопаразитических сосальщиков с вытянутым телом, имеющим прикрепительный диск с 4, 5, 6, большей частью 8 прикрепительными клапанами и с крючками. Ротовая воронка с 2 присосками. Кишечник двойной, ветвистый, реже трубчатый и тоже ветвистый. Половые крючки имеются. Вагинальный проток имеется, одиночный или двойной, или отсутствует. Паразиты морских и пресноводных рыб. Типичный род *Octocotyle* Diesing.

Как указано в диагнозе, это семейство по всей вероятности сборное и требует специального переисследования.

Отметим, что род *Protomicrocotyle* Johnston & Tiegs, нам кажется, следует отнести к *Octocotylidae*, но только при условии его переисследования, так как материал Mac Callum по всей вероятности был перед исследованием слишком долго выдержан нефиксированным и поэтому недостаточен для описания не только рода, но даже и вида. Во всяком случае выделение этого рода в особое семейство, как это делает Poche, совершенно недопустимо. Одновременно отметим, что выделяемые в особые семейства *Plectanocotylidae* Poche, *Platycotylidae* Monticelli и *Grubeidae* Poche мы в настоящее время

присоединяем к семейству *Octocotylidae* из-за отсутствия данных по развитию этих групп.

Семейство 2-е. MICROCOTYLIDAE Taschenberg.

Диагноз (по Fuhrmann, 1928): эктопаразитические сосальщики с сильно расширенным задним концом (прикрепительным диском), несущим на себе многочисленные, симметрично или асимметрично расположенные маленькие прикрепительные клапаны. Ротовое отверстие с 2 присосками. Половой атриум медианен, вооружен хитиноидными крючками. Вагинальный проток имеется. Паразиты морских рыб. Типичный род *Microcotyle* Beneden & Hesse.

Семейство 3-е. DICLIDOPHORIDAE Cerfontaine.

Диагноз (по Fuhrmann, 1928): моногенетические сосальщики с прикрепительным диском, снабженным 8 большими присосками или 6 большими и 2 рудиментарными, в которых располагаются сложные хитиновые перекладины (клапаны). Ротовое отверстие с 2 боковыми присосками. Кишечник раздвоенный и ветвящийся. Penis с венцом хитиноидных крючков. Вагинальный проток отсутствует. Паразиты морских рыб. Типичный род *Diclidophora* Gota.

Систематическое положение последнего семейства не вполне ясно. На основании строения ротового отверстия, имеющего 2 боковые присоски, строения хитиноидных перекладин присосок и других признаков мы относим *Diclidophoridae* к отряду *Octocotylidea*, хотя возможно, что после изучения развития представителей данного семейства его придется выделить в самостоятельный отряд. Положение же *Diclidophoridae* в подклассе *Oligonchoinea* нам кажется, несмотря на отсутствие данных по развитию, несомненным.

Заканчивая первую часть нашего сообщения, необходимо еще раз подчеркнуть, что предлагаемая система в некоторых своих частях требует последующей доработки и проверки. Однако, основные пути эволюции группы мы считаем уже вполне обрисованными и едва ли могущими быть в дальнейшем сильно видоизмененными в связи с новыми данными по развитию и сравнительной анатомии *Monogenoidea*.

II. Краткий исторический обзор взглядов на происхождение отдельных групп плоских паразитических червей

Для выяснения положения **Monogena** в системе *Platoda* необходимо коротко остановиться на вопросе о происхождении всей группы плоских паразитических червей.

Общепринятой является точка зрения, по которой плоские паразитические черви производятся от *Turbellaria*. Основанием для этого служит, главным образом, сравнение строения половозрелых гермафродитных особей плоских паразитических червей с взрослыми *Turbellaria*. Однако, существует и иная точка зрения, выдвинутая Д. Ф. Синицыным. Этот автор в своей работе о партеногенетическом поколении трематод в черноморских моллюсках пишет: «Помещение дигенетических трематод в классе *Platodes*, конечно, основано на недоразумении... Несомненно, что трематоды ведут свое начало от более высокоорганизованных беспозвоночных, но каких? Ответить вполне определенно на этот вопрос нельзя, так как нет на это у нас достаточного количества данных, но возможно все-таки хоть приближенное решение на основании той схемы, которую

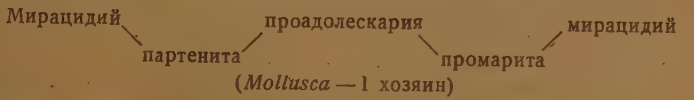
мы составили для гипотетической пропартениты. Она напоминает, с одной стороны, *Trochelmintae*, а с другой — *Arthropoda*: общим для всех этих форм является отсутствие мерцательного покрова, взамен которого развивается кутикула и наружный скелет, своеобразная полость тела, своеобразная метамерия и своеобразный, для всех форм постоянный, задний конец тела. Наконец, если присоединить к этому еще и общую этим животным способность к партеногенетическому размножению и гетерогении, то предположение о генетической связи всех этих форм вовсе уж не так необычно».

Таким образом, по Д. Ф. Синицыну, часть плоских паразитических червей не связана генетически с *Turbellaria*, и, следовательно, вся группа является искусственной, объединенной на основании конвергентного сходства в строении марит, т. е. половозрелых гермафродитных особей. Одновременно отметим, что, по тому же автору, **Monogena**, хотя бы часть их, происходят от **Digena** путем упрощения жизненного цикла последних.

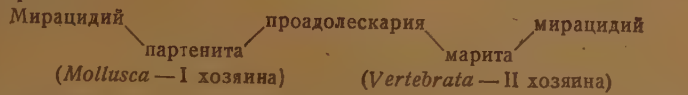
По Синицыну, первичной формой трематод—протрематодой—являлась форма с гетерогонией, ведущая свободный образ жизни. Жизненный цикл этих форм автор изображает в виде следующей схемы:

Мирацидий — пропартенита — проадолескария — промарита — мирацидий.

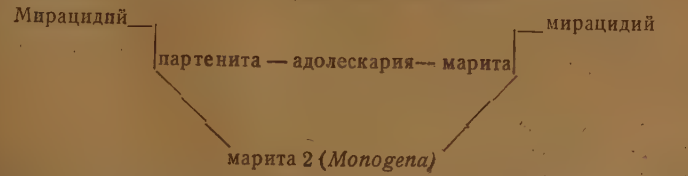
Далее партеническое поколение перешло к паразитизму в моллюсках. Соответственно схема цикла меняется:



Наконец, третьим периодом является приспособление к паразитизму марит:



Дальнейший ход эволюции *Digena* понятен, но из последней схемы Синицин выводит путем упрощения жизненного цикла *Monogena*. Эта точка зрения понятна из схемы:



В связи с изложенной точкой зрения необходимо выяснение вопроса о происхождении явления промежуточных хозяев в случае гетерогении для того, чтобы решить вопрос в дальнейшем о возможности сравнения тех или иных стадий развития. Наша точка зрения на этот вопрос совпадает в значительной степени с мнением Лоосса (1892) и Мордвилко (1908), которые считают, что первичным хозяином является окончательный (позвоночное), а вторичным — промежуточный (моллюск). Во всяком случае первичной паразитической формой мы считаем мариту, по терминологии Синицына. Это решение для нас будет важным и в дальнейшем, а сейчас оно решает

вопрос с точки зрения Синицына. Ее следует откинуть на основании того, что его первичная трематода, производимая им от редии, с нашей точки зрения не является первичной, так как редии есть более видоизменившиеся стадии развития **Digena**, чем марита. Что же касается вопроса о происхождении **Monogena** от **Digena**, то к нему мы вернемся позднее.

Таким образом, мы согласны с общепринятой точкой зрения на происхождение плоских паразитических червей от *Turbellaria*.

Необходимо отметить теперь, от каких групп *Turbellaria* производят те или иные группы плоских паразитических червей. На этот вопрос ответы разнообразны. Большинство авторов склонно производить плоских паразитических червей от *Rhabdocoela* и только немногие, как, например, Lönnberg, Wilchelmi, производят **Monogena** и **Digena** от *Triclada*. Не будем подробно останавливаться на последней точке зрения, так как она уже почти совершенно откинута. Возражений против нее чрезвычайно много — наиболее существенным является постоянное наличие у *Triclada* двух яичников, в то время как у *Trematoda* имеется всегда один, различие в строении женской половой системы и т. д.

Несомненно, что вывод о происхождении плоских паразитических червей от *Rhabdocoela* более увязан с данными сравнительной анатомии и его следует признать верным.

Однако, изложенное касается происхождения всей группы в целом, что же касается отдельных групп плоских паразитических червей, то здесь точки зрения различных авторов нередко диаметрально противоположны.

По Яницкому, все группы плоских паразитических червей филогенетически происходят одна от другой, так что имеется один общий ствол — *Rhabdocoela* — *Monogena* — *Digena* — *Cestoda*.

По Meixner, Fuhrmann и др., *Cestoda* происходят непосредственно от *Rhabdocoela*. От последних же самостоятельной ветвью происходят *Trematoda*, причем по всей вероятности *Monogena* дают начало *Digena*.

Синицин, как уже указывалось, хотя бы часть *Monogena* производит от *Digena*.

Наконец, Sqendel *Cestoda* производит от *Monogena*.

Основанием к точке зрения Яницкого служит предложенная им теория «церкомера». По этой теории вооруженный крючками прикрепительный диск *Monogena* является прототипом «церкомера», т. е. хвостового отростка личинок *Digena* и *Cestoda*. Наличие церкомера у всех трех групп и заставляет Яницкого объединять их в особый подкласс *Cercomorpha*, противопоставленный им *Turbellaria*. Возражений против данной теории много, а в особенности против предложения Яницкого о происхождении **Cestoda** от **Digena**. Основными возражениями, выдвинутыми Фурманом, является высокая, специализированная организация **Digena** и **Cestoda**, не дающая возможности производить последних от первых, затем различный тип развития (личинки **Digena** в моллюсках, личинки **Cestoda** в ракообразных) и т. д.

Вторая точка зрения о независимом происхождении **Cestoda** и **Digena-Monogena** основана на сходстве в анатомическом строении **Digena-Monogena**, с одной стороны, и **Cestoda** — с другой, непосредственно с *Rhabdocoela* (главным образом *Anoplodiidae*).

Третья точка зрения (Spendel), как совпадающая с нашей, не требует специального разбора точно так же, как и точка зрения Синицина, наше отношение к которой будет видно из дальнейшего изложения.

Мы не считаем необходимым детально останавливаться на изложенном, так как это потребовало бы значительного времени и отвлекло бы нас в сторону специальных литературных изысканий, не имеющих принципиального значения для излагаемой в дальнейшем точки зрения.

III. Взаимоотношения Monogena и Cestoda с Digena

Для того чтобы попытаться построить схему филогенетических взаимоотношений плоских паразитических червей (фиг. 3, 4), прежде всего необходимо разобраться во взаимоотношениях между **Monogena** и **Digena**, с одной стороны, и **Digena** и **Cestoda** — с другой.

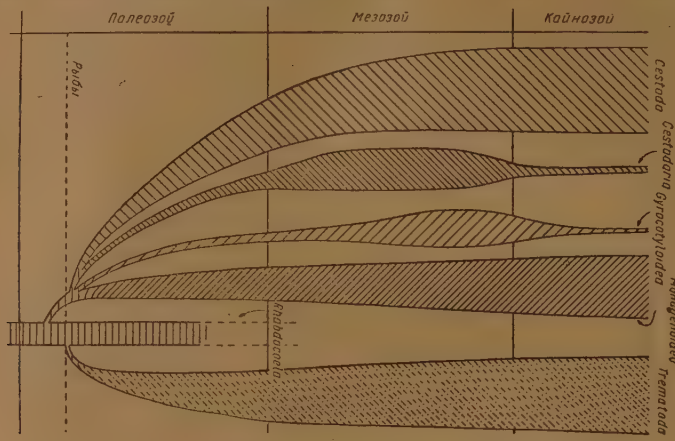
Фиг. 3. Схема развития *Cestoidea*, a — развитие с корацидием, b — развитие без корацидия, *1* — *Pseudophyllidea*, *2* — *Tetraphyllidea* (*Proteocephalidae*), *3—5* — *Cyclophyllidea*

Как видно из первой части сообщения, мы придаем чрезвычайно большое филогенетическое значение прикрепительному диску **Monogena**, обособление которого, с нашей точки зрения, является моментом весьма древним, характеризующим всю группу в целом. В этом отношении наша точка зрения близка к взгляду Яницкого, считающего, как указано ранее, это образование весьма важным в филогенетическом отношении.

Сравнивая **Digena** с **Monogena**, мы видим, что у первых нет образования, гомологичного прикрепительному диску **Monogena**.

Это положение является чрезвычайно важным для всей нашей концепции, и поэтому на нем мы остановимся несколько подробнее. Прежде всего нужно поставить вопрос о том, какую стадию развития **Digena** можно сравнивать с только что вышедшей из яйца личинкой

Monogena? Если считать, что первичной формой **Digena** (см. ранее) является гермафродитная особь, то, следовательно, ее личинка, т. е. мирацидий, равнозначна личинке половозрелых **Monogena**. Сравнение мирацидия и личинки **Monogena** показывает совершенно различное их строение. Для личинки **Monogena** характерно наличие прикрепительного диска с хитиноидным вооружением, наличие более или менее хорошо развитой пищеварительной системы и т. д. Для мирацидия характерно отсутствие прикрепительного диска или какого бы то ни было отростка заднего конца, тем более его вооружения,



Фиг. 4. Схема эволюции паразитических плоских червей

отсутствие кишечника и т. д. Нужно отметить, однако, что у *Aspidogaster conchicola* из яйца выходит личинка с кишечником; однако, с нашей точки зрения, личинка *Asp. conchicola* не гомологична мирацидию других **Digena**. Наличие остатка кишечника у некоторых форм (*Schisostoma, Diplodiscus*), как кажется, требует еще детальной проверки.

Даже если откинуть принципиальную сторону вопроса и попытаться сравнить прикрепительный диск личинки **Monogena** с хвостом церкерии, т. е. с образованием более новой филогенетически личинки, то будет видна неравнозначность этих двух образований (ср. с точкой зрения Яницкого!). Развитие хвоста церкерий происходит совершенно другим образом, чем закладка прикрепительного диска **Monogena**. Первый образуется наново на заднем конце тела, в то время как второй является обособившейся частью заднего конца тела (см. работы по развитию **Digena** Синицына и др.). Прикрепительный диск **Monogena** всегда несет хитиноидное вооружение (исключение *Udonellidae* — требует проверки!), в то время как хвост церкерий никогда невооружен. Еще больше подчеркивает разницу между этими двумя образованиями строение выделительной системы.

Уже изложенное позволяет нам с большой осторожностью отнестись к сближению **Digena** и **Monogena**. Не останавливаясь из-за недостатка места на деталях вопроса о сходстве в строении взрослых **Monogena** и гермафродитных половозрелых **Digena**, мы считаем, что это сходство является чисто конвергентным, ни в какой

степени не указывающим на действительное филогенетическое родство этих двух групп.

Самое детальное и тщательное сравнение **Monogena** и **Digena** заставляет принять как совершенно непреложный факт, что эти две группы имеют независимое происхождение, хотя, как видно из вышеизложенного, от более или менее близких предков. Отличительным, основным признаком следует считать наличие у **Monogena** «церкомера», т. е. прикрепительного диска, снабженного хитиноидным вооружением, и отсутствие такового у **Digena**. Для современных **Digena** характерным является также наличие смены поколений в противоположность **Monogena**, имеющих первичное прямое развитие. Отсутствие смены поколений у *Aspidogaster conchicola* (еще окончательно не доказанное!) есть, несомненно, вторичное явление.

Что касается взаимоотношений между **Digena** и **Cestoda**, то здесь следует сразу же указать, что общепринятая точка зрения о происхождении **Cestoda** от **Digena** является совершенно ошибочной. Мы совершенно согласны с Fuhrmann, который пишет: «Невероятно, чтобы живущие в кишечнике высокоспециализированные дигенетические **Digena** образовали не менее высокоспециализированных, также живущих в кишечнике позвоночных, моногенетических **Cestoda**. Вероятно первичные формы обеих групп имеют различное происхождение и также различные пути развития. У **Digena** наружная морфология и особенно расположение прикрепительных органов совершенно отлично от таковых **Cestoda**, и это различие не могло исчезнуть в кишечнике хозяина, у **Cestoda**. Надо отметить, что сходство в строении полового аппарата далеко незначительно и только в некоторой степени существует у отнюдь не примитивных *Bothriocephalida*. Ни у каких **Cestoda** матка не открывается рядом с Cirrus-beutel в половой атриум. Если Лауреров канал, как принимают, гомологичен вагинальному протоку, то разница между одними классами становится еще сильнее. Развитие обеих групп совершенно различно, причем у **Digena** партеногенетически размножающиеся первичные личинки имеют хозяином всегда *Mollusca*, первичные же личинки (процеркоид) **Cestoda** находятся всегда в полости тела *Crustacea*».

Таким образом, как уже и упоминалось ранее, мы считаем, что **Digena** отстоят от **Monogena** и **Cestoda** весьма далеко и, несомненно, первая группа имеет особое от обеих других происхождение. Это положение еще более подтверждается при дальнейшем разборе взаимоотношений между **Monogena** и **Cestoda**.

Прежде чем переходить к последнему вопросу, нужно отметить, что уже делавшиеся попытки разделения класса **Trematoda** на два самостоятельных классах, соответствующие **Monogena** и **Digena**, являются совершенно правильными и справедливо указывающими на различное происхождение этих двух групп. Как видно из первой половины нашего сообщения, в предлагаемой системе выделение **Monogena** в особый класс *Monogenoidea* проделывается и нами.

IV. Положение Gyrocotylidae в системе плоских червей

Прежде чем говорить о взаимоотношении **Monogena** и **Cestoda**, необходимо разобрать вопрос о положении семейства GYROCOTYLIDAE в системе плоских паразитических червей. Эта чрезвычайно

своеобразная группа, состоящая в настоящее время всего из двух родов, относится по современной систематике к подклассу *Cestodaria* в виде отдельного отряда *Gyrocotylidea*, не стоящего ни в какой связи по своей морфологии и анатомии со вторым отрядом *Amphilinoidea*.

Прежде всего нужно отметить, что до последнего времени не был ясен вопрос даже об ориентировке тела данных животных. В последней сводке Fuhrmann (1931) (как ранее и Spencer, Lönberg, Dollfus) принимает за передний конец тот, который снабжен розеткой, причем доказательством этого считает, во-первых, движение животного розеткой вперед и, во-вторых, то, что расположенные в кутикуле иглы при подобной ориентировке направлены назад, т. е. так же, как у всех вооруженных подобным образом **Trematoda** и **Cestoda**. «При обратной ориентировке,— пишет Fuhrmann,— направление игл было бы кпереди, что никогда не встречается в животном царстве». Противоположной точки зрения держались Wagener, Monticelli, Braun, Ward, Kofoid, Watson и Woodland, которые полагали розетку *Gyrocotyle* гомологичной прикрепительному диску **Monogena**, считая ее, таким образом, задним концом животного. Последняя точка зрения, несмотря на ее, на первый взгляд (учитывая указанные соображения Fuhrmann), невероятность, блестяще подтверждена вышедшей в 1932 г. работой Ruszkowski о личинке *Gyrocotyle urna*. Автору удалось обнаружить во время своих исследований четыре более или менее крупные личинки, у которых на конце, снабженном розеткой, удалось обнаружить эмбриональные крючки. Эти факты являются неоспоримым доказательством правильности точки зрения на розетку как на образование, находящееся на заднем конце тела, и тем самым окончательно решающими и вопрос об ориентировке тела *Gyrocotylidae*.

Учитывая решение вопроса об ориентировке тела GYROCOTYLIDAE, мы разобрали анатомию этих червей, сравнивая ее с таковой у **Monogena** и **Cestoda**, и пришли к совершенно неожиданным результатам.

Наличие прикрепительного аппарата на заднем конце тела является признаком характерным, кроме GYROCOTYLIDAE, только для **Monogena**. Наличие вооружения кутикулы в виде своеобразных иголок, снабженных специальной мускулатурой, никогда не встречающегося у **Cestoda**, так как крючки последних имеют совершенно иное строение, сближает GYROCOTYLIDAE с **Monogena**, у части которых (например, *Diplectaninae*) имеются подобные образования.

Строение кутикулы GYROCOTYLIDAE общее с **Cestoda** и **Monogena**.

Мускулатура с хорошо развитым слоем диагональных волокон, что очень редко бывает у **Cestoda** (например, у видов *Hymenolepis*), но характерно для **Monogena**.

Характерно для *Gyrocotylidae* отсутствие известковых телец в паренхиме, в то время как этот признак является обычным для *Cestoda*.

Выделительная система GYROCOTYLIDAE весьма своеобразна. Она представлена сильно разветвленной сетью сосудов, причем среди них нельзя различить основных стволов. Внутри сосудов, почти во всех крупных стволах, располагается особая «ресничная кайма». Подобные образования никогда не встречаются у **Cestoda**.

Особо интересно то, что выделительная система GYROCOTYLIDAE открывается наружу двумя отверстиями, лежащими латерально в области половых отверстий. Это никогда не встречается у **Cestoda**, но является характернейшим признаком **Monogena**.

Нервная система построена точно так же, как и у **Monogena**,— с сильно развитым прикрепительным диском. Как для таких **Monogena**, так и для GYROCOTYLIDAE характерно наличие в заднем прикрепительном органе мощного нервного кольца.

У *Gyrocotyle fimbriata* на переднем конце тела, у присоски, располагаются два чувствительных сосочка и несколько далее, латерально и вентрально, два удлиненных, углубленных, с особой кутикулярной выстилкой и богатой иннервацией. Эти образования трактуются как органы чувств (неизвестной функции). Подобных образований нет у **Cestoda**, но в то же время для **Monogena** (*Polyonchoinea*) характерно наличие двух головных органов, несомненно, несущих и чувствительную функцию и, вне всякого сомнения, гомологичных указанным образованиям *Gyrocotyle fimbriata*. (Головные органы, несомненно, имеются и у *Gyrocotyle urna*.)

Пищеварительная система полностью отсутствует у GYROCOTYLIDAE, что является признаком, характерным для **Cestoda** и не имеет места у **Monogena**.

Мужская половая система GYROCOTYLIDAE характеризуется большим числом семенников, лежащих кпереди от яичника. Подобное расположение обычно у **Cestoda** и очень редко у **Monogena**. Мужское половое отверстие у GYROCOTYLIDAE открывается особо и расположено неподалеку от отверстия матки. Копулятивный орган имеет вид втягивающегося penis, что характерно для многих **Monogena** и не встречается у **Cestoda**, для которых обычен Cirrus, с более или менее хорошо выраженной Bursa-cirri.

Яичник GYROCOTYLIDAE двулопастный, чрезвычайно своеобразного фолликулярного строения, напоминающего таковое у некоторых *Polyclada*. Вообще наличие двулопастного яичника характерно для **Cestoda** и у **Monogena** встречается только в виде исключения (GYRODACTYLIDAE). Однако строение яичника GYROCOTYLIDAE, пожалуй, отлично довольно сильно и от цестодного типа.

Вагинальный проток GYROCOTYLIDAE открывается вблизи края тела, в области мужского полового отверстия и отверстия матки, но не вентрально, как эти два отверстия, а дорзально. Подобное своеобразное расположение отверстия вагинального протока никогда не встречается у **Cestoda**, но нередко у **Monogena**, как, например, у MICROCOTYLIDAE.

Яйца GYROCOTYLIDAE имеют строение, сходное с таковым у **Monogena** и **Cestoda**-*Pseudophylidae*.

Личинка, выходящая из яйца, характеризуется наличием ресничного эпителия, 2 группами головных желез и 10 эмбриональными крючками (последние обладают способностью к движению). Судя по данным Rusakowski, у личинки нет и следов пищеварительной системы.

Уже из изложенного совершенно закономерно вытекает вопрос о том, насколько справедливо причисление GYROCOTYLIDAE к **Cestoda**.

В самом деле, с собственно **Cestoda** у GYROCOTYLIDAE общими являются следующие признаки: отсутствие кишечника, частично строение половой системы, в известной степени мускулатура. Общим

с *Amphilinidae* (как уже указывалось, не имеющими ничего общего по морфологии и анатомии с GYROCOTYLIDAE) является отсутствие кишечника и 10-крючковая личинка (так называемая люкофора). Собственно говоря, только два последних признака и заставляли относить GYROCOTYLIDAE к *Cestoidea-Cestodaria*. Однако, что касается первого признака, то он говорит только за большое приспособление исследуемых форм к эндопаразитизму. Мы знаем много животных, не стоящих ни в какой связи с **Cestoda**, но имеющих точно такой же признак. Что же касается второго признака, то 10-крючковая личинка характерна, как это мы знаем, для целой группы **Monogena**, причем личинки GYROCOTYLIDAE отличаются от личинок 2-й группы **Monogena** только отсутствием кишечника.

С другой стороны, общими с **Monogena** являются такие важнейшие признаки, как: 1) наличие заднего прикрепительного диска у взрослых форм, 2) наличие двух латеральных выделительных отверстий, 3) строение нервной системы, 4) наличие дорзального отверстия вагинального протока и т. д.

В результате произведенного разбора мы считаем, что семейство GYROCOTYLIDAE следует исключить из *Cestoidea-Cestodaria*, как отнесенное к этой группе ошибочно, и выделить в виде самостоятельного класса, стоящего несколько ближе к *Monogenoidea*, чем к *Cestoidea*, так как, несомненно, в пределах этого семейства мы наблюдаем ряд переходных черт между **Cestoda** и **Monogena**, причем эти переходные черты одновременно достаточно хорошо отличают *Gyrocotylidae* как от **Monogena**, так и от **Cestoda** (см. ниже систему).

V. Взаимоотношения Cestoda с Monogena и теория церкомера Яницкого

Как уже ясно из предыдущего раздела, мы считаем, что *Cestoda* связаны в своем происхождении с *Monogena*. Основанием к этому служит ряд соображений — в первую очередь наличие переходной группы и несколько видоизмененная нами теория церкомера Яницкого. Мы считаем, что первичной личиночной стадией **Cestoda** являлась свободно плавающая личинка, вооруженная на заднем конце хитиноидными крючками, служащими для прикрепления к телу хозяина. Эта личиночная стадия гомологична таковой у **Monogena**, а следовательно, гомологичны друг другу и хитиновидные крючки **Cestoda** и **Monogena**. В дальнейшем в связи с приспособлением **Cestoda** к эндопаразитизму физиологическое значение вооружения постепенно пропадает, сначала по всей вероятности у взрослых форм (точно так же, как это мы наблюдаем у ряда **Monogena**, см. выше), а затем и у личинок, так что в настоящее время крючки личинок **Cestoda** являются только филогенетическими «остаткам» некогда чрезвычайно важных адаптивных образований. Любопытно, что строение этих крючков личинок **Cestoda** полностью соответствует таковому у **Monogena**, что тем более замечательно, если учесть, что подобного строения крючки не встречаются ни у каких иных групп животного царства.

Личинки, сохранившие первичные черты, т. е. обладающие ресничным покровом, встречаются у **Cestoda** нередко; так, мы их находим у *Pseudophyllidea* и у *Tetrarhynchidea*. У других отрядов

Cestoda, а частью и у этих процесс эволюции идет уже значительно дальше, и ресничный покров личинок исчезает, причем, однако, сохраняется особая внутренняя оболочка, гомологичная, несомненно, ресничному эпителию первичных личинок. Онкосфера, т. е. личинка, лишенная ресничного покрова, в дальнейшем, как известно, имеет у различных групп **Cestoda** различную судьбу. Дальнейшие видоизменения онкосферы видны на приложенной схеме, взятой из работы Fuhrmann и несколько видоизмененной нами. Из этой схемы видны циклы развития трех основных отрядов **Cestoda**—*Tetraphyllidea*, *Pseudophyllidea* и *Cyclophyllidea*.

Яницкий в своей теории церкомера чрезвычайное значение придавал хвостовым отросткам личинок **Cestoda**, считая эти отростки гомологичными прикрепительному диску **Monogena**. Из схемы развития **Cestoda** мы видим, что хвостовые отростки личинок различных отрядов сильно варьируют в своей форме и, наконец, у наиболее специализированных *Cyclophyllidea* и совсем исчезают. Последнее обстоятельство не является, с нашей точки зрения, особо важным, так как оно указывает только на сильное приспособление последних форм к совершенно новым условиям существования, при которых уже исчезают многие признаки более примитивных личинок.

Мы считаем, однако, что все имеющиеся в настоящее время разногласия о гомологии тех или иных частей тела процеркоида, цистицерка и других личинок **Cestoda** не имеют принципиального значения для теории церкомера (хотя споры и идут главным образом в этом направлении). С нашей точки зрения, собственно гомологичным прикрепительному диску **Monogena** в первую очередь является задний конец онкосферы, и это уже является тем необходимым для нас фактом, который позволяет принять теорию церкомера Яницкого, не обращая уже особого внимания (понятно, только при первом этапе разработки теории) на то, какая из последующих личиночных стадий **Cestoda** является более ранней, какая часть какой личинки гомологична церкомеру и т. д.

Таким образом, повторяем, церкомером *Cestoidea*, с нашей точки зрения, является задняя часть онкосферы, гомологичная прикрепительному диску (заднему концу личинки) **Monogena**.

Несколько слов о гомологии крючков онкосферы крючкам прикрепительного диска **Monogena**. Несомненно, что крючки онкосферы гомологичны боковым крючкам **Monogena**, и когда мы указывали на сходство в строении этих образований у обеих групп, то мы и имели в виду подобное взаимоотношение. Нужно, понятно, отметить, что сравнение крючков онкосферы со срединными крючками *Vitzschia*, производимое Яницким, является ошибочным, сделанным в результате излишнего увлечения совпадением числа крючков онкосферы с числом срединых крючков *Vitzschia*.

У некоторых личинок **Cestoda** образующийся хвостовой отросток лишен эмбриональных крючков, которые остаются в теле самой личинки. Это обстоятельство, иногда выставляемое как возражение против гомологизирования подобного отростка церкомеру, чрезвычайно интересно с той точки зрения, что оно указывает на ход закладки крючков в пределах обеих сравниваемых групп. Дело в том, что и у **Monogena** закладка боковых крючков может происходить несколько выше заднего конца тела, и лишь затем образовав-

шиеся крючки «спускаются» в прикрепительный диск. Это «спускание», как мы видим, у части **Cestoda** тоже наблюдается, хотя уже и не имеет физиологического значения (последнее вероятно, но не доказано), а у части уже отсутствует,— у той части, где крючки онкосферы уже наверняка не играют никакого значения в жизни последующей личинки.

Не вдаваясь в подробности, отметим, что проводить сравнение половой системы **Monogena** и **Cestoda** возможно, хотя разница между половой системой этих двух групп и весьма значительна. При этом сравнении мы должны считать вагинальные протоки **Monogena** и **Cestoda** равнозначными. Характерная особенность **Cestoda** — наличие общего отверстия для мужской половой системы и вагинального протока — не встречается у **Monogena**, однако у очень многих форм, в особенности среди *Oligonchoinea*, мы встречаем чрезвычайно сближенными мужское половое отверстие и отверстие (отверстия) вагинального протока, причем у некоторых представителей того же подкласса **Monogena** отверстие матки не стоит в связи с мужским половым отверстием. Такие отношения (подобные у *Gyrocotylidae*, см. ранее) дают возможность полагать последующие изменения взаимоотношений протоков в различные стороны, в частности и в сторону взаимоотношений, встречающихся у **Cestoda**. Значительно сложнее обстоит дело с мужским копулятивным органом, который у **Monogena** представлен Penis, а у **Cestoda** — Cirrus. Однако нужно отметить, что наличие Penis есть признак более примитивного строения, среди *Cestoidea* встречающийся у *Cestodaria-Amphillinidea*, так что признак этот принципиальным отличием **Cestoda** от **Monogena** все же являться не может.

Впрочем нужно отметить, что очень детальное сравнение строения половой системы обоих классов и незакономерно, так как совершенно естественно расхождение в строении какой-либо системы органов у настолько высоко дифференцированных групп, как классы (это было бы особенно ясно видно, если бы мы стали сравнивать классы *Arthropoda* или *Vertebrata*).

Несколько слов о положении в системе *Amphilinidae*. Это семейство, несомненно, является чрезвычайно изолированной группой, от которой не представляется возможным производить другие (как это делал, например, Яницкий, считавший некоторых *Amphilinidae* переходными формами между **Cestoda** и *Trematoda*). В согласии с рядом авторов мы считаем, что это семейство состоит из ставших в процессе эволюции половозрелыми личинок **Cestoda**. Это подтверждают и данные по развитию *Amphilina*, у которой мы видим наличие только одной личиночной стадии процеркоида, в то время как она сама (а также и все остальные *Amphilinidae*) живет как плерцеркоид в полости тела своего хозяина. Однако мы считаем, как это будет видно далее, что *Amphilinidae* произошли от ленточных червей, не равнозначных современным, так что выделение их в виде самостоятельного подкласса *Cestoidea* является, с нашей точки зрения, вполне закономерным, причем может быть было бы даже более правильным выделение этой группы в самостоятельный класс. Впрочем основанием к последнему являются только косвенные соображения, использовать которые мы не имеем, понятно, достаточного права.

Заканчивая настоящий раздел, подведем некоторые итоги. Основным выводом, сделанным нами, является то, что **Cestoda** происходит от **Monogena**-образных предков, причем промежуточной группой являются **Gyrocotylidae.**

Теория церкомера Яницкого совершенно справедливо подчеркивает филогенетическое родство **Monogena** и **Cestoda,** но совершенно неверно пыталась включить в группу церкомероморфных *Platoda* дигенетических сосальщиков, которые имеют совершенно отличное происхождение. Включение этой группы и дало возможность развития сильнейшего критического направления, которое и привело из-за неправильной части теории к отрицанию ее самое. Отбрасывая эту неправильную часть и не интересуясь некоторыми спорными деталями, мы получаем теорию, которая является чрезвычайно плодотворной при выяснении вопросов филогенеза *Platoda*. По всей вероятности и теперь будут делаться попытки ее опровержения. Но нам кажется, что ее, в ее новом, измененном виде опровергнуть, пользуясь современными данными, не представится возможным.

Насколько верна точка зрения Fuhrmann на пути эволюции в пределах **Cestoda**, мы предоставляем судить специалистам по ленточным червям, однако нам кажется совершенно неверным его положение, что от форм, имеющих 2 ботридия, трудно производить формы с 4 ботридиями или 4 присосками (в то время как обратный процесс, по его мнению, протекает достаточно легко). Следует полагать, что первичные **Cestoda** имели два головных прикрепительных органа, так что в этом отношении известные преимущества имеет точка зрения, по которой наиболее примитивными являются не *Tetraphyllidea*, как принимает Fuhrmann, а *Pseudophyllidae*. Причины, по которым мы считаем, что у первичных **Cestoda** могли быть два головных прикрепительных органа, ясны из всего изложенного выше и не требуют повторения.

VI. Общая картина эволюции плоских паразитических червей

Общую картину эволюции плоских паразитических червей мы представляем следующим образом. От *Rhabdocoela* идут две совершенно независимые ветви, причем первая из них представляет собой класс *Trematoda* (в новом его понимании), а вторая является исходной для всего надкласса *Cercomeromorphae.*

Начало ветви *Cercomeromorphae* характеризуется по всей видимости появлением **Monogena**-образных червей, ведущих эктопаразитический образ жизни, возможно даже способных покидать на время своего хозяина, подобно тому, как это имеет место у ряда современных пиявок. Для этих гипотетических предков *Cercomeromorphae* характерным являлось наличие хитиноидных крючков на прикрепительном диске. Число этих крючков по всей вероятности было довольно значительное.

От этих форм эволюция группы пошла чрезвычайно быстро по двум основным направлениям: первое направление, идущее в сторону приспособления к эктопаразитизму, дало начало в первую очередь **Monogena**, а второе, идущее в сторону приспособления к эндопаразитизму, дало начало *Cestoidea*. Нужно отметить, что первое направление, давшее начало **Monogena**, по времени появилось,

несомненно, ранее второго. Часть этих форм тоже шла к эндопаразитизму, но в отличие от линии *Cestoidea* у этих форм во взрослом состоянии имело место сохранение заднего прикрепительного органа. По всей вероятности эти формы постепенно вымерли, и до нас дошли только очень малочисленные их остатки в виде представителей семейства **Gyrocotylidae** (при небольшом числе видов и родов и редкости — широчайшее географическое распространение).

Линия *Cestoidea* вначале имела, видимо, личинок, обладающих бо́льшим числом хитиноидных крючков, чем современные формы; от этих более древних *Cestoidea* и происходят *Cestodaria*. По всей вероятности окончательное обособление последних происходило при вымирании настоящих первичных *Cestodaria*, имевших двух промежуточных хозяев и превращавшихся в окончательном в ленточного червя, с большим или меньшим числом члеников. Соблазнительно думать, что вымирание этих «*Procestodaria*» происходило в период вымирания древних рептилий, т. е. по всей вероятности не ранее юры. Эта точка зрения уже изложена довольно подробно Яницким и нам кажется весьма вероятной.

Линия настоящих **Cestoda** обособилась, несомненно, несколько позже, чем *Procestodaria*, однако, по всей вероятности развитие этих двух линий шло долгое время параллельно.

Прилагаемая нами схема филогении плоских паразитических червей ни в коей мере не претендует на историческую точность — это только схема, на которой для известного представления времени эволюции нанесены геологические периоды. Появление *Trematoda* мы считаем по времени совпадающим с появлением позвоночных животных, в то время как появление первичных *Cercomeromorphae* возможно и несколько ранее, хотя обособление всех доходящих до современного периода групп происходило точно так же во время появления первых позвоночных животных, т. е. рыб.

Отметим, что для нас совершенно неясен вопрос о том, когда во времени у *Cestoidea* и *Trematoda* появляются промежуточные хозяева и каким образом шел этот процесс. Однако, если точка зрения Яницкого на *Amphilinidae* верна (а видимо, это так), процесс образования цикла с двумя промежуточными хозяевами у *Cestoidea* полностью закончился в период от силура до юры. Впрочем, мы в настоящее время и не ставим своей задачей изучение вопроса о происхождении явления промежуточных хозяев, так как для выяснения интересующего нас круга вопросов это явление не играет значительной роли.

Как видно из общей схемы эволюции плоских паразитических червей, предложенной нами, мы производим ряд систематических перегруппировок. В связи с этим мы заканчиваем настоящий раздел изложением предлагаемой нами системы, указывая после диагноза каждой группы, чему она соответствует по общепринятой в настоящее время системе. Группы, не измененные нами, приводятся без диагнозов.

Cladus Plathelminthes Vogt.

Класс *Turbellaria* Ehrenberg.

Сохраняется без изменений.

Класс *Trematoda*.

Диагноз (частично по Fuhrmann): *Trematoda* являются большей частью бесцветными, эндо-, реже эктопаразитами. Тело большей

частью уплощено, реже цилиндрическое. Кутикула может быть вооружена иглами или чешуйками. Прикрепительный аппарат состоит из ротовой присоски и из располагающейся по средней линии тела брюшной или задней присоски; одна из присосок или обе могут быть рудиментарны или даже исчезают. Ротовое отверстие терминально, или субтерминально, или в середине брюшной поверхности тела. Глотка большей частью имеется. Кишечник обычно раздвоен, реже мешковидный или разветвленный, нередко стволы кишечника сливаются сзади друг с другом. Только в виде исключения одно или два анальных отверстия. Выделительное отверстие одно, в заднем конце тела. Гермафродиты, реже раздельнополые. Половые отверстия располагаются различно. Обычно отверстие матки и мужской половой системы совместное (половая клоака). Часто имеется лауреров канал. Семенников два, реже имеется один или их много. Матка обычно с большим числом яиц. Развитие со сменой поколений и хозяев (исключение *Aspidogaster*?). Характерно наличие партеногенеза во время развития. Половозрелые черви паразитируют, за редким исключением, в позвоночных.

Этот класс соответствует отряду *Digena* по современной систематике.

Надкласс *Cercomeromorphae* (Janicki) Bychowsky.

Диагноз: *Plathelminthes*, обладающие первичной личинкой, снабженной на заднем конце эмбриональными крючками, и являющиеся во взрослом состоянии экто- или эндопаразитами.

Группа (subsuperclassis) *Monogenoidei* n. scl.

Диагноз: *Cercomeromorphae*, имеющие во взрослом состоянии прикрепительный аппарат на заднем конце тела.

1-й класс. *Monogenoidea* (Beneden) Bychowsky (syn. *Polystomoidea* Baer.).

Диагноз: моногенетические сосальщики являются эктопаразитами и лишь в виде исключения эндопаразитами. Тело бесцветное, более или менее сплюснутое в дорзо-вентральном направлении. Прикрепительный аппарат сильно развит и располагается на заднем конце тела. Он представлен прикрепительным диском, несущим на себе органы прикрепления в виде крючков, или присосок, или клапанов. Иногда сам прикрепительный диск видоизменяется в присоску, часто подразделенную на отдельные участки перегородками. Ротовое отверстие терминально или субгерминально. Кишечник — из двух стволов, часто образующих ветви и комиссуры, нередко сливающихся на заднем конце тела. Реже кишечник в виде одного ствола. Выделительных отверстий два, открывающихся в передней половине тела латерально, на брюшной стороне или на спинной стороне. Гермафродиты. Копулятивный орган, вооруженный хитиноидными частями или не вооруженный. Семенников один или два, нередко большее число. Матка обычно короткая и содержит всего одно яйцо. Развитие прямое, без смены поколений и хозяина, большей частью с метаморфозом. Паразит холоднокровных позвоночных, в виде исключения на паразитических ракообразных, головоногих и водных млекопитающих.

Этот класс соответствует отряду *Monogena* по современной систематике.

2-й класс. *Gyrocotyloidea* n. cl.

Диагноз (по Fuhrmann): *Monogenoidei*, прикрепительный диск которых видоизменен или в воронку с сильно складчатым краем или в цилиндрическую трубку. На переднем конце лежит более или менее мускулистая присоска. Пищеварительная система отсутствует. Сетчатовидная выделительная система открывается двумя латеральными отверстиями на вентральной стороне тела, на уровне половых отверстий. Отверстие матки лежит вентрально и медиально, мужское половое отверстие — сбоку от отверстия матки, отверстие вагинального протока — дорзально напротив мужского полового отверстия. Копулятивный аппарат в виде конического Penis, лежащего в мужской половой клоаке. Семенники многочисленны. Яичник фолликулярный. Желточники сильно развиты. Матка сильно извитая с большим числом яиц. Развитие неизвестно, вероятно, прямое и без смены хозяев. Личинка свободно плавающая, без кишечника. Паразиты *Holocephala*.

Эта группа соответствует отряду *Gyrocotylidea* по современной систематике.

Группа (subsuperclassis) *Cestoidei* n. sscl.

Диагноз: *Cercomeromorphae*, имеющие во взрослом состоянии прикрепительный аппарат на переднем конце тела.

Класс *Cestoidea* Rudolphi.

Диагноз: ленточные черви всегда являются эндопаразитами, которые в половозрелом состоянии живут в кишечнике, реже в полости тела позвоночных (исключение *Archigetes*, живущие в полости тела пресноводных *Oligochaeta*). Прикрепительный аппарат большей частью сильно развит и располагается на переднем конце тела. Пищеварительная система полностью отсутствует как у взрослых животных, так и у всех личиночных стадий. Выделительная система открывается одним отверстием на заднем конце тела. Гермафродиты в виде редкого исключения раздельнополы. Копулятивный орган, как правило, в виде Cirrus; в виде исключения встречается Penis. Семенники многочисленны. Матка обычно сильно развита, с большим числом яиц. Развитие протекает со сменой стадий и сменой хозяев. Характерно отсутствие партеногенеза; нередко у личиночных стадий встречается бесполое размножение (почкование).

Подкласс *Cestodaria* Monticelli.

Диагноз (по Fuhrmann): *Cestoidea*, имеющие листовидную или ленточную форму, без отчетливо развитой головы, с хоботком, на котором открывается большое число особых головных желез. Нервная система состоит из двух боковых стволов, соединенных между собой спереди и сзади комиссурами. Выделительная система в виде сети сосудов открывается наружу одним отверстием на заднем конце тела. Концевые клетки выделительной системы имеют большое число пучков мерцательных ресничек. Семенные пузырьки очень многочисленны. Имеется Penis с позади лежащим пропульсионным аппаратом и Pars prostatica. Яичник без яйцевого резервуара лежит у заднего конца тела, гладкокрайный или более или менее лапчатый. Очень вытянутые, обычно узкие желточники. Влагалищный проток одиночный или двойной, открывается наружу у заднего конца тела. Матка из двух восходящих и одной нисходящей ветвей, открывается около хоботка, на переднем конце тела. Паразиты полости тела рыб, главным образом гоноидных.

Этот подкласс соответствует отряду *Amphilinidae* Poche по современной систематике.

Подкласс **Cestoda** Monticelli.

Сохраняется без изменений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенные в настоящем сообщении взгляды на вопросы взаимоотношений онтогенеза и филогенеза у плоских паразитических червей и являющаяся результатом этих взглядов система представляют собой, с одной стороны, следствие наших почти десятилетних исследований над моногенетическими и дигенетическими сосальщиками, а с другой стороны, есть результат изучения работ безвременно скончавшегося талантливейшего ученого Яницкого и в особенности его работ по теории церкомера.

Нам кажется, что эта теория еще в течение долгого времени будет служить плодотворнейшим источником для развития исследований в области филогении плоских и паразитических червей.

Отдел паразитологии
Зоологического института
Академия Наук СССР

ЛИТЕРАТУРА

[1] Alvey G. H., The morphology and development of the monogenetic trematode *Sphyranura oligorchis* Alvey, Parasitology, 28, 2, p. 229—253, 1936.
[2] Beneden, Memoire sur les vers intestinaux. Paris. Suppl. a Comptes rend. d. seances de l'Acad. des Sc, 2, p. 1—376, 1858.
[3] Bychowsky B., Die Bedeutung der monogenetischen Trematoden für die Erforschung der systematichen Beziehungen der Karpfenfische. Zool. Anz., 102, 9—10, p. 243—251, 1933 a.
[4] Bychowsky B., Beitrag zur Kenntnis neuer monogenetischer Fischtrematoden aus dem Kaspisee u. s. w. Zool. Anz., 105, 1—2, p. 17—38, 1933 b.
[5] Fuhrmann O., Trematoda-*Cestoidea* in Krumbach-Kükenthal's Hadbuch der Zoologie, Bd. II, p. 1 (2)—416 (2), 1928—1932.
[6] Gallien L., Sur la larve de *Dactylocetyle luscoe* Ben. Hesse Trematode monogenetique marin. Bull. d. l. Soc. Zool. d. France, 59, p. 68—73, 1934.
[7] Jahn T. L. and Kuhn L. R., The life history of *Epibdella melleni* MacCallum. The Biol. Bull., LXII, 1, p. 89—111, 1932.
[8] Janicki C., Grundlinien einer «Cercomer» Theorie zur Morphologie der Trematoden und Cestoden Festschrift für Zschokke, № 30, p. 1—22, 1921.
[9] Janicki C., Über die jungsten Zustände von *Amphilina foliacea* u. s. w. Zool. Anz., 90, 7—8, p. 190—205, 1930.
[10] Johnston T. H. and Tiegs O. W., New gyrodactyloid Trematodes from Australian fishes. Proc. of the Linn. Soc. of N. S. Wales, XLVII, 2, p. 84—131, 1922.
[11] Katharıner L., Über die Entwicklung von *Gyrodactylus elegans*. Zool. Jahrb. Suppl., 7, p. 519—550, 1904.
[12] Kulwieç Z., Untersuchungen an Arten des Genus *Dactylogyrus* Dies. Bull. de l'Acad. Polonaise d. Sc. et d. Lett., Cl. Nat., Ser. B, p. 113—114, 1927.
[13] Kulwieć Z., Spostrzezenia nad rozwojem *Dactylogyrus vastator* Nyb. Rocznik Ichtiobiologji 17, p. 227—286, 1929.
[14] Lönnberg E., Beiträge zur Phylogenie der parasitischen Plathelminthen. Cntrbl. f. Bact., Parasit., 1 Abt., XXI, 17—18—19, p. 674—684; 725—731, 1897.
[15] Maclaren N., Beiträge zur Kenntnis einiger Trematoden. Inaug. — Diss. Jena, p. 573—618, 1903.
[16] Meixner J., Beitrag zur Morphologie und zum System der *Turbellaria Rhabdocoela*, Zeitschr. f. Morph. und Oekol. d. Tiere 5, p. 577—624, 1926.
[17] Poche F, Das System der *Platodaria*. Arch. f. Naturgesch.; 91 Abt. A. 2—3, p. 1—458, 1925.
[18] Ruszkowski I. S., Sur les larwes de *Gyrocotyle urna*. Bull. de l'Acad. Polonaise d. Sc. et d. Lett; Cl. Nat., Ser. B, p. 629—641, 1932 (1931).

[19] Синицын Д. Ф., Партеногенетическое поколение трематод и его потомство в черноморских моллюсках, Зап. Академии Наук по физ.-мат. отд., XXX, 5, стр. 1—127, 1911.
[20] Siwak J., *Anc rocephalus vistulensis* sp. n. Bull. de l'Acad. Polonaise d. Sc. et d. Lett., Cl. Nat., Ser. B., p. 669—679, 1932 (1931).
[21] Zeller E., Un ersuchungen über die Entwicklung und den Bau des *Polystomum integerrimum*, Rud. Zeitschr. f. wiss. Zool. 22, 1, p. 1—28, 1872.
[22] Zeller E., Untersuchungen über die Entwicklung des *Diplozoon paradexum*, ibid., 22, 2, p. 168—180, 1872.

B. E. BYCHOWSKY. ONTOGENESE UND PHYLOGENETISCHE BEZIEHUNGEN DER PARASITISCHEN PLATHELMINTHES

ZUSAMMENFASSUNG

Auf Grund einer Untersuchung der Entwicklung der monogenetischen Saugwürmer stellt der Autor die phylogenetischen Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Familien fest und gelangt dabei zu dem Resultat, dass das gegenwärtige System ein künstliches ist. Indem der Autor zwei Grundtypen der *Monogenea*-Larven (vgl. Fig. 1) fixiert und die Komplikation der Larvenstruktur innerhalb eines jeden Typs verfolgt, unterscheidet er drei Grundlinien der Entwicklung bei den *Monogenea*, die durch den Bau der Haftscheibe und deren Bewaffnung sowohl bei den Larven, als auch bei den erwachsenen Formen charakterisiert sind. Daraus resultiert das neue, vom Autor vorgeschlagene System des *Monogenea*, das sich von dem allgemein gebräuchlichen in kardinaler Weise unterscheidet. Dieses System ist auf Seite 1350-6 des russischen Textes dargestellt. Gleichzeitig mit dem Aufbauen des Systems der monogenetischen Saugwürmer konnte auf Grund der Untersuchung der Entwicklung dieser, sowie der übrigen Plathelminthes festgestellt werden, das die parasitischen Plathelminthes als zwei von einander unabhängige Äste — Trematodes und Cercomeromorphaeihre — ihre Herkunft von den Rhabdocoela herleiten. Der erste Ast entspricht den Digena der gegenwärtigen Systematik. Der zweite Ast besteht aus den *Monogenoidea*, *Cestoidea* und der neuen Klasse *Gyrocotyloidea*. Die ganze Gruppe zeichnet sich aus durch die am Cercocomer, d. h. an der Haftscheibe der *Monogenoidea* und *Gyrocotyloidea* und am hinteren Körperende der *Oncosphaera* und Lucophore der *Cestoidea* vorhandene Bewaffnung in Gestalt von Chitinoidhaken. Die Haftscheibe der Monogenoidea ist, nach Ansicht des Autors dem Hinterende der Oncosphaera und Lucophora homolog.

Die Klasse *Gyrocotyloidea*, die vom Autor von der Klasse *Cestoidea* getrennt wird, wurde bisher fälschlich zu letzterer gestellt, da die *Gyrodactyloidea* nach ihrem anatomischen Bau den *Monogenoidea* viel näher stehen, als den *Cestoidea*. Ein Vergleich der *Gyrocotyloidea* mit den beiden anderen Klassen der *Cercomesomorphae* wird im russischen Text auf Seite 1371-4 durchgeführt. Die Klasse *Cestoidea* stammt, nach der Ansicht des Autors, von *Monogenea* — ähnlichen Vorfahren ab, wobei die *Gyrocotyloidea* ein Bindeglied zwischenden *Monogenoidea* und den *Cestoidea* bilden. Auf Grund der auseinandergesetzten Beziehungen wird ein neues System der Plathelminthes aufgestellt, das im russischen Text auf Seite 1378-81 wiedergegeben ist.

ПРЕНИЯ ПО ДОКЛАДУ Б. Е. БЫХОВСКОГО

Проф. Беклемишев отмечает, что к общей схеме докладчика можно присоединиться. Несомненным является происхождение плоских паразитических червей от *Rhabdocoela* и, точнее, от *Dallyellidae-Graffillidae*. Что касается *Trematoda*, то весьма возможно, что первоначально эти животные паразитировали в моллюсках. Моногенетические сосальщики были, несомненно, до настоящего времени плохо проанализированы, и о них трудно высказываться. Однако половой аппарат их близок к рабдоцельному типу. Возможно, что строение глотки может дать многое для интересующего нас вопроса, так как у турбеллярий этот признак очень важен. В отношении ленточных червей нужно сказать, что строение женского полового аппарата указывает на их резкое отличие от **Digena** и большинства **Monogena**. Так что, несомненно, **Cestoda** мы не можем выводить из дигенального типа.

Проф. Догель указывает на то, что доклад является результатом ряда лет работы докладчика, причем материал, полученный последним, заставляет коренным образом пересмотреть систему очень крупной группы. Дело идет о создании новых классов, подклассов и т. д. Если взять для сравнения систему членистоногих, то видно, насколько крупные вопросы здесь затрагиваются. Кроме общей части есть ряд очень интересных моментов, как, например, определение положения *Gyrocotyle* в системе.

Во всей работе имеется много хорошего, обоснованного материала. Следует полагать, что этот доклад сильно упорядочит вопрос о взаимоотношениях между паразитическими плоскими и свободно живущими червями. Можно присоединиться полностью к тому мнению, которое развивает автор. Нужно думать, что система докладчика привьется.

Проф. Павловский отмечает, что системы паразитических червей, которые существовали до сих пор, строились по данным сравнительной анатомии, потому что именно анатомия дает наибольшее количество отправных точек для целей систематики. Докладчик же берет данные онтогенеза и максимально использует значение филогенетики личиночных форм. Это дает очень много и больше приближает к естественной системе, потому что при этом используются данные и истории развития групп животных. В дальнейшем необходимо применение и экспериментального исследования.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ

УЧЕНИЕ О БИОЦЕНОЗАХ В ПРИЛОЖЕНИИ К НЕКОТОРЫМ ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИМ ПРОБЛЕМАМ

I. Подобно тому, как в ботанике делают различие между изучением флоры (т. е. видового состава растений страны) и растительности, как совокупности видов, составляющих тот или другой растительный ландшафт, так и при изучении животного мира следует различать исследования фауны как задачу, на первом этапе чисто систематическую, и рассмотрение животного населения определенных участков с точки зрения его видового состава и соотношений особей образующих его видов. Эта последняя задача является компетенцией биоценологии, или учения о сообществах живого населения (биоценозах), понимая под таковым и животное и растительное население изучаемого нами пространства. Термину «пространство» мы придаем общее значение арены жизни, с которой связано существование изучаемого нами биоценоза. Совершенно очевидно, что разрешение ставящейся биоценологией задачи относится к компетенции экологии, ибо не только другие виды, но и прочие особи данного вида являются фактором внешней среды по отношению к рассматриваемому нами организму; следовательно, и сама биоценология должна рассматриваться частью экологии. Беря полное содержание понятия биоценоза как совокупности животного и растительного населения изучаемой нами арены жизни, мы тем самым предопределяем необходимость зоолого-ботанического исследования данного участка на фоне его конкретных особенностей как среды обитания биоценоза. Хотя и различают такие, казалось бы, хорошо обособленные среды обитания, как суша и вода, однако, в ряде случаев биоценозы приходится изучать в соприкосновении с обеими сферами жизни, например, когда наземные животные питаются водными обитателями или когда последние в замыкании своего жизненного цикла меняют среды обитания в связи с биоценотическими различиями фаз своего метаморфоза.

Если исходная задача изучения биоценоза касается прежде всего определения его видового состава, относительно постоянных и случайных (на данном этапе филогенеза) его компонентов, т. е. структуры биоценоза, то дальнейшим этапом исследования является раскрытие сути многообразных биоценотических зависимостей и

экологических соотношений компонентов нашего биоценоза. Эта вторая задача является ведущей в биоценологии, ибо наличие взаимосвязей отличает биоценоз от простого скопления организмов. Выдвинутая задача необычайно многостороння как по развитию характера взаимосвязей компонентов биоценоза на арене жизни, так и вследствие прямой и косвенной зависимости членов биоценоза от обычных факторов внешней среды. Такое разнообразие взаимоотношений, естественно, затрудняет исследователя, приступающего к изучению биоценоза с точки зрения действующих в нем биоценотических зависимостей; эта задача становится еще более трудной при обилии членов биоценоза, видовом его разнообразии и при распространении взаимосвязей компонентов биоценоза на биотопы наземной и водной сред обитания.

Выход из положения находят, выбирая из многообразия членов биоценоза виды «ведущего» (по тем или другим особенностям) значения и раскрывая применительно к ним биоценотические зависимости, при изучении которых, естественно, расширяется круг используемых компонентов биоценоза. Однако следует также определить и те основные конкретные зависимости, которые в первую очередь должны стать объектом экологических исследований.

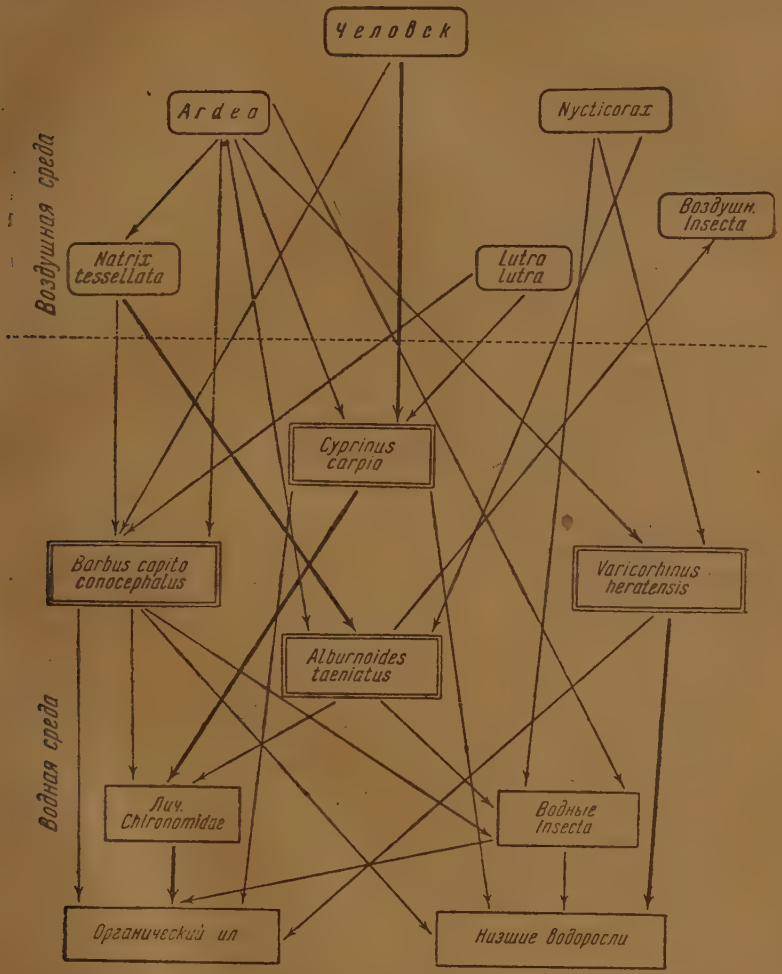
Несомненно, что многие формы биоценотических связей определяются борьбой за существование компонентов биоценоза, получившего определенную структуру в результате исторического процесса приспособления особей, его составляющих, друг к другу и к занимаемой ими арене жизни. Структура биоценоза сегодняшнего дня является лишь кадром картины эволюции изучаемого нами сообщества. Она мобильна не только по ходу исторического процесса формирования биоценоза, но и при рассмотрении деталей его структуры на ограниченном протяжении времени. Этот момент обязывает не ограничиваться только изучением статики биоценоза (что ведет к механистическому представлению о «равновесии» биоценозов), но в то же время требует тщательных исследований движения внутри самих биоценозов, т. е. их динамики.

Формы биоценотических связей касаются источников питания компонентов биоценоза, характера контакта последних друг с другом, территориальных взаимоотношений, необходимости использования света или, наоборот, темноты, характера прямой или косвенной зависимости членов биоценоза друг от друга, возможности вторжения внешних агентов и сил, более или менее редко нарушающих установившиеся «нормы» связей, и т. д.

В зависимости от ставящихся конкретных целей исследования выдвигаются определенные задачи, из которых в первую очередь отметим проблему изучения «цепей» или «циклов» питания (Elton). Таким путем определяется последовательность использования в пищу одним членом биоценоза других его компонентов, благодаря чему устанавливается косвенная зависимость благосостояния изучаемого нами вида в условиях существования рассматриваемого биоценоза. Говоря о последних, мы неразрывно представляем себе биоценоз в конкретных условиях его существования. Для примера вспомним схему циклов питания сельди в Северном море за счет членов планктона и последовательного использования ими для собственного питания нисходящих звеньев. Сложность схемы зависит от того, что на ней представлен пищевой режим и молодых сельдей (7—12, 12—42 и

43—130 мм длины), причем цепи питания их отличаются своеобразием; другими словами, экологические ниши их не идентичны.

Указанные биоценотические связи пищевого характера осуществляются в толще морской воды, занятой планктоном и обита-



Фиг. 1. Схема основных пищевых связей в заболоченных водоемах близ Аму-Дарьи в равнинном Таджикистане. По Г. Никольскому

емой или посещаемой сельдями. Эта схема касается обстоятельств, которые разыгрываются в одной и той же среде обитания.

В качестве другого примера рассмотрим схему основных пищевых связей, имеющих место в заболоченных водоемах Аму-Дарьи в равнинном Таджикистане (фиг. 1, по Никольскому). Эта схема не столь детализирована по отдельным видам ее компонентов, но она более сложна в том отношении, что показывает пути вторже-

ния «внешних» агентов из «воздушной» среды в биоценоз водной среды. Такими агентами являются человек, болотные птицы, использующие различных членов биоценоза заболоченностей для питания; здесь же видим пример и обратных отношений, когда член водного биоценоза в лице быстрянки (*Alburnoides taeniatus*) пожирает воздушных насекомых. Аналогичные схемы отношений построены для биоценозов прерий (Shelford), пустынь (Кара-Кумы — Кашкаров и Курбатов) и др.

Небезынтересно отметить, что последовательность в цикле питания как идея существовала, очевидно, еще до сформирования биоценологии как науки. Отражение этой идеи мы находим в художественной литературе. В «Тружениках моря» В. Гюго посвящает три главы жуткому описанию осьминога и борьбы с ним человека. В одной из этих глав мы находим следующее место:

«На куске шелковой материи, похищенной во время последней войны из дворца китайского императора, изображена акула, пожирающая крокодила, который пожирает змею, орла, который терзает ласточку, в свою очередь клюющую человека. Вся видимая природа пожирает и пожираема. Вся она состоит из хищников и добыч».

Изучение циклов питания биоценозов имеет чрезвычайное значение как для понимания теоретических вопросов, так и для построения мероприятий практической важности, чему примеры приведем ниже.

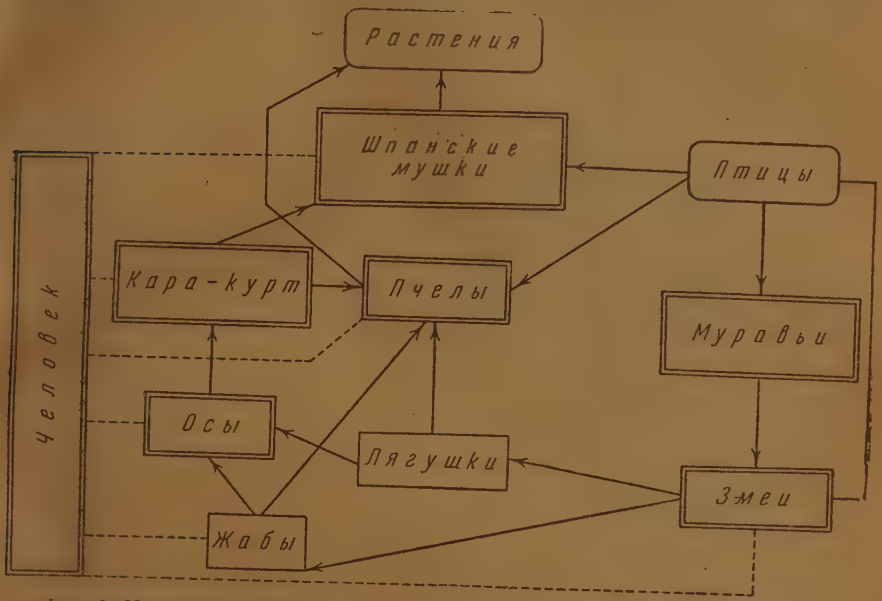
Именно циклы питания позволяют судить о круговороте веществ в природе, ибо, изучая биоценозы, мы должны помнить, что биоценоз не является камешком в мозаике картины природы, так как «полной замкнутости ни круговорота материи и энергии ни биологических связей не существует, биоценологические связи всюду проникают в соседние биоценозы и вполне замыкаются лишь в пределах земного шара» (В. Буковский).

Из других форм биоценотических отношений отметим цикл незащищенности членов биоценоза, среди которых имеются виды, обладающие такими, казалось бы, действенными приспособлениями, как ядовитые органы. Эта идея была развита автором в качестве резюме книги «Ядовитые животные и их яды» (E. Pawlowsky, 1927) для иллюстрации основного положения трактовки относительно значения ядовитости. Факт ядовитости животных приходится оценивать прежде всего с экологической точки зрения, рассматривая действие яда на конкурентов по сообитанию его обладателя на арене жизни соответствующего биоценоза.

Такая экологическая трактовка ядовитости противопоставляется общепринятой утилитарной точке зрения, когда ядовитость расценивается по отношению к человеку, домашним или лабораторным животным как к объектам воздействия животного яда. При сочетании обеих точек зрения мы натолкнемся на такие, казалось бы, парадоксальные факты, когда ядовитое животное (для человека) не ядовито для других животных, и обратно, когда есть основания говорить о ядах неядовитых животных. В конечном счете ядовитость как качество является относительной, ибо она зависит от биохимических свойств яда и от чувствительности к нему того или другого организма; так как это свойство определяется не абстрактно, а по отношению к конкретному мерилу ядовитости, коим может быть любой организм, то понятно относительное в конечном счете

значение этого исключительно важного в биоценотических соотношениях свойства животных.

Обратимся к конкретному примеру. Шпанская мушка (с кантаридином в крови), ядовитая для человека, пожирается самым опасным (в нашей фауне) в отношении своей ядовитости пауком кара-куртом, который в свою очередь может пасть жертвой некоторых ос. Хотя осы вооружены ядовитым аппаратом в виде жала с обслуживаю-



Фиг. 2. Циклы незащищенности от ядовитых животных. По Е. Павловскому

щими его железами и обладают сложными инстинктами, адаптированными к необходимости питания личинок ос пищей, совершенно не свойственной взрослым особям, последние оказываются незащищенными (как и пчелы) от пожирания их земноводными (лягушки, жабы). Земноводные обладают невооруженными ядовитыми железами в кожных покровах; однако действительность их яда не абсолютна, и змеи могут пожирать земноводных. В свою очередь змеи при некоторых обстоятельствах (например, будучи поранены) могут стать добычей муравьев, которых клюют птицы, в свою очередь могущие пожирать и шпанских мушек (фиг. 2).

В то же время из указанных сочленов биоценоза шпанские мушки, кара-курт, осы, пчелы, жабы, муравьи и некоторые змеи ядовиты для человека. Незащищенность одних ядовитых сочленов биоценоза от других зависит или от недействительности яда животного для особей другого вида или вследствие различия биоценотических связей, когда один обладатель ядовитого вооружения побеждает другого обладателя вследствие большей «ловкости» и адаптированности к нападению.

Ограничиваясь приведенными иллюстрациями биоценотических связей и зависимостей, обратимся к рассмотрению сред обитания

живого на земле, из которых пока упоминались вода и суша. Нам уже приходилось выдвигать положение (Павловский, 1933, 1934), что на земле существуют три великие среды обитания: вода — колыбель жизни (гидросфера), суша и воздух как арена последующего распространения жизни (аэросфера), и организм как совокупность всего живого на земле (биосфера). Говоря об организме как среде обитания, мы имеем в виду факт чрезвычайно широкого, почти универсального распространения симбиотических форм жизни, понимая под таковыми индиферентный симбиоз, мутуалистические формы существования, крайние адаптации симбионтов, фактически превращающихся часто в органы тела своих хозяев, недавно открытые явления аллобиофории и, наконец, паразитизм.

Все эти экологические категории форм существования характеризуются тем, что непосредственной средой обитания таких существ является живой организм (для эндопаразитов и симбионтов) или же последний служит постоянным или временным субстратом и источником питания для паразитов. Естественным выводом из таких отношений является признание паразитологии дисциплиной, теснейшим образом связанной с экологией.

Ведущей проблемой паразитологии с этой точки зрения является раскрытие сущности взаимных соотношений паразитов и организма заселяемого ими хозяина (Host-parasite relations американских авторов). Здесь именно лежит ключ для понимания правильной оценки патогенности паразитов, причин паразитарных болезней, иммунитета к паразитам и путей борьбы с паразитозами.

Правда, «официальная» экология, двигаемая зоологами и энтомологами, мало использует паразитологические объекты для целей изучения их экологии и экологических проблем. Свободно живущие эктопаразиты, входящие в состав биоценозов, конечно, попадают в кругозор внимания и при работах синэкологического характера. С внутренними же паразитами дело обстоит гораздо сложнее, именно потому, что местообитанием их служат различные органы тела животных, человека и растения. Следовательно, раскрытие сути взаимоотношений эндопаразитов и их среды обитания в форме организма хозяина по характеру методики исследования относится к компетенции физиологии и патологии. Но и для экологов проблема паразитизма является неисчерпаемым источником работы.

Интересные, но пока единичные попытки экологического изучения фауны паразитов определенных хозяев были произведены некоторыми экологами. Так, Elton (1931) насчитал 47 видов наружных и внутренних паразитов лесных мышей (*Apodemus sylvaticus*), добытых на площади в 450 акров близ Оксфорда. В это число из растительных паразитов вошла только одна спирохета. Эльтон говорит, что сообщество это по своему сложению «в основном похоже на сложение всякого другого сообщества в большом местообитании, как лес, болото или пруд», и считает возможным давать экологическую классификацию паразитов одного хозяина, основываемую на их местообитаниях. Однако есть и противники такой точки зрения. Так, Д. Н. Кашкаров сопровождает цитируемое место книжки Эльтона «Экология животных» примечанием: «Говорить об органах как о местообитаниях паразитов неправильно. Слово «местообитание» имеет совершенно определенное значение в экологии, к органам тела не применимое» (стр. 25). Такая оговорка

производит несколько странное впечатление. Что печеночная двуустка в половозрелом состоянии живет в печени крупного рогатого скота — это является очевидностью; но совершенно непонятно, почему нельзя сказать, что печень быка является местом обитания двуустки, равно как и распределить все паразитарное население хозяина по местам их обитания?

Едва ли основательны претензии на монополизирование термина «местообитание» и использование его только в системе с понятиями ярусов и зон жизни. Своеобразие среды обитания, о которой идет речь, не ускользнет от внимания читателя, и он сумеет понять, что и органы хозяина являются местами обитания паразитов, потому что обладают свойствами гостального биотопа[1], характеризующегося наличием факторов биофизического и биохимического характера, к которым в своем филогенезе адаптировались известные паразиты. И если при изучении биоценозов открытой природы ищут следы влияния жизни биоценоза на окружающую среду, то весьма яркие и наглядные примеры аналогичного порядка дает нам исследование влияния эндопаразитов на своего хозяина. Та же печеночная двуустка, обитая в узких, лишенных света желчных протоках печени, при малых колебаниях оптимальной температуры и известной цикличности биохимических процессов, связанной с каждодневным принятием пищи хозяином, в конечном результате при известной степени и продолжительности заселения печени обусловливает развитие цирротического процесса, могущего повести к чрезвычайному перерождению печеночной ткани.

Дело не в абсолютном праве на определенный термин, а в понимании значения термина применительно к сфере его использования. Местообитание в пределах зоны жизни в открытой природе — это одно, местообитание в живых организмах — это другое, ибо каждое из них характеризуется постоянными или возможными сообществами, обитающими в условиях комплексов экотопических или гостальных факторов.

Переходя к рассмотрению особенностей положения паразитов в составе биоценозов, установим различие категорий относящихся сюда явлений.

1) Эктопаразит является членом открытого биоценоза, ведет свободный образ жизни и использует своих хозяев лишь в течение короткого времени (в ряде случаев — повторно) для целей питания (чаще кровью).

2) Эндопаразит связан с внешней средой лишь в состоянии покоящейся стадии (например, яйцо, циста) или никогда в ней не бывает (например, кровепаразит) и в то же время является обитателем эндостации хозяина, состоя членом ценоза места своего обитания.

Принимая биосферу (т. е. совокупность живых организмов) за третью среду обитания и убеждаясь в богатстве и разнообразии ее заселения, мы вправе ставить вопрос о постоянстве и характере видовых комбинаций обитателей организма того или другого хозяина. Организм хозяина является своего рода микрокосмом с большим разнообразием возможных местообитаний как для патогенных паразитов, так и для комменсалов или симбионтов. Условия обитания

[1] Т. е. биотопа в теле хозяина (в отличие от биотопов во внешней среде).

малярийного плазмодия в строме эритроцита, конечно, не идентичны пребыванию спорозоитов или мерозоитов тех же паразитов в плазме крови. Та же кровь, но омывающая разные органы, оказывается не одной и той же по своей пригодности для жизни паразитов средой обитания. Напомним, что бесполое размножение паразитов тропической малярии протекает не в периферической крови (как то характерно для паразитов терцианы и квартаны), но в русле крови внутренних органов. Вены печени, мочевого пузыря и прямой кишки являются местообитанием для различных видов раздельнополых двуусток — шистозом — возбудителей различных форм бильгарциоза. Перимизий мышц и саркоплазма поперечнополосатых мышечных волокон — специфически различные места обитания для личинок трихин и для финок вооруженного цепеня. В то же время мышца сердца мало пригодна для жизни и капсулирования трихин, тогда как в ее соединительнотканных прослойках отлично развиваются финки и эхинококк. Желудок и различные отделы кишечника существенно различаются по биохимическим свойствам своего содержимого и по физиологическим процессам переваривания и всасывания пищи, и сама пища по своему характеру может вызывать известные отклонения от обычных свойств, присущих той или другой части пищеварительного тракта. С этим, естественно, связывается и различная приуроченность паразитарной фауны и микробной флоры к отдельным частям органов пищеварения.

Приведенных примеров достаточно, чтобы ясно представить себе все разнообразие условий и местообитания паразитов в организме хозяина; и мы вправе применить здесь экологическую терминологию для мест обитания паразитов, отмечая таковые в форме *гостальных биотопов* (в отличие от биотопов в обычном понимании этого термина) и *эндостаций*. Под первыми мы разумеем органы хозяина, а под вторыми — ткани или части тканей и даже отдельных клеток, заселяемые паразитами.

В связи с этим и изучение паразитов не должно ограничиваться только одним фаунистическим направлением. *Необходимо изучение всего паразитарного населения организма хозяина*. Его совокупность мы называем *паразитоценозом*. И перед экологом-паразитологом возникает задача изучения паразитоценозов, выявления их характера и их биоценотических сочетаний.

Если в экологии считается методологически неправильным отрыв друг от друга фито- и зооценозов, то также неправильно выделение отдельных групп паразитов в форме «узких» ценозов, изолированного значения. По отношению к средам обитания в организме должна итти речь об изучении *паразитоценозов в целом*, охватывая не только фауну паразитов, комменсалов и симбионтов, но и компонентов бактериальной флоры.

Ставящаяся задача трудна для разрешения, но ее постановка абсолютно необходима. Ведь в конечной трактовке значения паразита для хозяина мы ориентируемся часто на соображения косвенного порядка. Если у больного эпилептоидными припадками случайно были обнаружены ленточные черви — цепень карликовый — и после глистоизгнания означенные припадки прекратились, то отсюда делается вывод, что припадки были вызваны именно этим паразитом. Однако в громадном ряде случаев паразитирования цепеня

карликового таких припадков не наблюдается. Отсюда возникает законный вопрос: были ли вызваны припадки вследствие особенностей хозяинно-паразитных соотношений (Host-parasite relations) у нашего больного или здесь замешано присутствие других обитателей и припадки явились результатом комбинированного или суммарного влияния паразитоценоза кишечника нашего больного на его организм?

Почему, далее, наблюдается определенная диспропорция между сравнительно высоким процентом заражения людей амебами с четырехъядерными цистами, которых по общеморфологическим признакам относят к виду *Entamoeba histolytica*, и малым числом случаев амебной дизентерии в различных районах СССР, начиная от Кольского полуострова и кончая южной и восточной зонами нашей страны? Зависит ли эта диспропорция от существования, кроме патогенной *Entamoeba histolytica* (доподлинного возбудителя амебной дизентерии), непатогенных биологических видов *Entamoeba dispar, E. hartmanni* и др., или же имеется только один вид дизентерийной амебы, особи которой проявляют свои патогенные свойства при условии благоприятствующих тому хозяинно-паразитных соотношений; может быть, наконец, бактериальная флора кишечника или другие его обитатели могут оказывать влияние как компоненты паразитоценоза на своего сочлена?

В свете возникающих вопросов изучение паразитоценозов приобретает особенно важное значение как проблема теоретического порядка (структура паразитоценоза) и как задача первоклассного практического значения, ибо логическим последствием изучения структуры паразитоценозов является исследование влияния его компонентов порознь и в различных комбинациях на организм; именно в этой стороне дела скрыт ключ к правильному пониманию патогенеза паразитарных болезней и, далее, к рациональной постановке лечения паразитов и к осуществлению действенной их профилактики. Пока же мы судим о причинах таких болезней механически, приписывая их возникновение наличию того или другого паразита, не принимая в расчет характера паразитоценоза организма нашего больного. По указываемому пути исследования смыкаются конечные интересы экологии, как теоретической биологической дисциплины, и патологии с терапией и профилактикой паразитарных болезней человека и животных.

Выдвигая проблему изучения паразитоценозов, мы должны остановиться на выяснении отношения этой формы «сообществ» животных к ценозам открытой природы. Хотя первые и отличаются в силу замкнутости своей среды обитания (т. е. организма) большим своеобразием, тем не менее они имеют прямую связь в лице многих своих компонентов с внешней природой. Так, большинство внутренних паразитов в известной стадии жизненного цикла находится во внешней среде. Одни паразиты бывают вне своего хозяина в стадии яйца (точнее, зародыша, развивающегося в яйце; например, многие паразитические черви); у других во внешней среде личинки выходят из отложенных яиц (анкилостомиды, лентец широкий, многие сосальщики и др.); третьи попадают во внешнюю среду в инцистированном состоянии (паразитические амебы, многие биченосцы, кокцидии и др.); есть, наконец, животные, которые паразитируют лишь в личиночной

фазе метаморфоза, тогда как во взрослом состоянии они ведут свободный образ жизни и вовсе ничем не питаются (овода).

Для изучения биоценологических отношений можно все эти формы животных разбить на две группы; к одной отнесем тех паразитов, которые могут находиться во внешней среде в активном состоянии, причем они свободно передвигаются, а некоторые из них в состоянии активно проникать в тело хозяина (например, вбуравливание личинок различных анкилостомид из сырой почвы в покровы человека, собак, кошек и других животных или внедрение церкарий бильгарций из воды в тело человека). Непаразитические стадии внутренних паразитов, в виде хотя бы оводов, пристраивают свое потомство, откладывая яйца или выпрыскивая живых личинок на хозяина или в отверстия его тела. В таких случаях внутренние паразиты могут быть временными сочленами биоценоза и иметь специальные биоценотические соотношения как со своими возможными хозяевами, так и с другими сочленами биоценоза. Степень активности представителей этой группы паразитов весьма различна; достаточно указать на крайние примеры: с одной стороны, например, онкосфера лентеца широкого или мирацидий какого-либо сосальщика, лишь короткое время могущие жить в воде и погибающие, если в водоеме нет подходящего для них хозяина, и те же взрослые овода, которые отыскивают своих хозяев на неизмеримо бо́льших дистанциях и которые являются одним из компонентов биоценоза пастбищ.

Вторая группа эндопаразитов характеризуется пассивным состоянием во внешней среде, ибо они одеты оболочкой яйца или цисты, которая не вскрывается никогда во внешней среде; паразит выходит из яйца или из цисты лишь тогда, когда последние будут проглочены хозяином соответствующего паразита. Хотя оболочки яйца или цисты и являются защитными, но есть пределы их действия: под влиянием фактора пребывания во внешней среде и физико-химических условий местонахождения яиц или цист последние через тот или другой срок погибают. Изучение роли этих факторов по отношению к паразитам является задачей экологического порядка; но вряд ли можно считать эндопаразитов в таком их состоянии активными членами биоценоза тех стаций, которые в то же время могут служить источником заражения человека или животных соответствующими паразитами.

В то же время вполне уместна постановка вопроса о всех возможных путях попадания яиц и цист эндопаразитов из тех или других биотопов в различных обитателей этих последних и о конечной судьбе пассивно попавших яиц паразитических червей или цист простейших в организм таких животных. Такие пассивные стадии паразитов могут быть приравнены детриту, фекальным массам, непроросшим семенам растений, как составляющим субстрат различных биотопов. Но эта задача лишь в первой своей части, хотя бы и косвенно, касается исследования особенностей и состояния внешней среды (биотоп как источник заражения), тогда как вторая ее часть — судьба проглоченных яиц и цист — относится к изучению организма как среды обитания паразитов и является задачей эндэкологического порядка.

Пассивные стадии эндопаразитов во внешней среде могут составлять собою основные звенья цепей питания как для сочленов данного биотопа, так и для пришлых его элементов. Будучи выбрасы-

ваемы из организма зараженного хозяина с его фекалиями, цисты простейших и яйца глист могут быть пожираемы непосредственно с детритом, фекалиями или быть проглатываемы с водой или загрязненными ими растительными продуктами. Начинаясь из таких источников, цепи питания восходят к различным сочленам биоценоза, причем конечные результаты могут быть весьма разнообразны, в зависимости прежде всего от того, в какой вид животного попадут соответствующие пассивные стадии эндопаразитов. Не будем останавливаться на вопросах состояния хозяев (т. е. на эндэкологических факторах), могущих видоизменить обычные результаты попадания инвазирующих стадий эндопаразитов в своих хозяев. Внимание наше остановим лишь на принципиальных соотношениях — возможности или невозможности поселения эндопаразитов в организмах различных видов. Несомненно, что инвазирующие пассивные стадии эндопаразитов, являясь компонентами цепей питания, попадают во много особей различных видов. Например, в одном и том же биотопе яйца глист могут проглатываться калоядными насекомыми, травоядными млекопитающими, различными птицами, хищными животными (в порядке контаминации добычи и пожирания ее на загрязненном субстрате), человеком и др. Но вместе с яйцами глист в той же стадии (загрязненный фекалиями участок субстрата) могут находиться цисты паразитических простейших, цисты копрофитных простейших, яйца и личинки различных мух и, конечно, различные бактерии. Все эти компоненты субстрата могут быть первым звеном цепи питания членов биоценоза рассматриваемого биотопа. Результаты попадания перечисленных компонентов загрязненного субстрата будут весьма различны, смотря по тому, кто из них попадет в какого члена биоценоза.

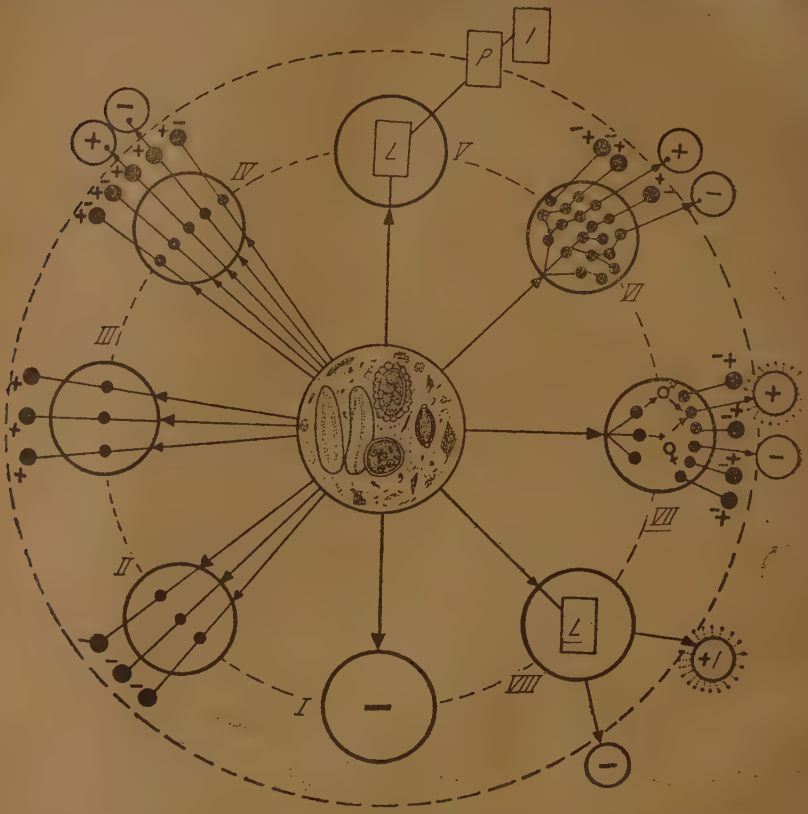
Мы можем здесь лишь представить схему такого сорта биоценотических соотношений, ограничивая ее рассмотрением судьбы животных компонентов субстрата и оставляя в стороне его бактериальную флору, а также комбинативные пищевые контаминации и инвазии хозяев.

Фиг. 3 иллюстрирует попытку наглядного представления соотношений первого и второго звеньев цепей питания животных, связанных с участком субстрата, загрязненного фекалиями, со свойственными им составляющими в лице яиц глист, цист простейших, яиц или личинок мух. Принимается, что фекалии загрязняют один и тот же участок субстрата, что они принадлежат разным видам животных и что находящиеся в фекалиях пассивные стадии эндопаразитов сохранили жизнедеятельность, т. е. инвазирующие свойства.

Несомненно, что весьма часто яйца глист или цисты простейших заглатываются такими видами животных, которые невосприимчивы к заражению соответствующими паразитами; результатом может быть переваривание заглоченных объектов, от которых не остается никакого следа (фиг. 3, *1*).

В других случаях оболочка яйца или цисты является достаточно стойкой, чтобы сохранить свой внешний вид в течение всего времени прохождения заглоченного материала через желудочно-кишечный канал животного; цисты или яйца в конце концов выбрасываются с фекалиями во внешнюю среду; хотя их внешний вид и сохранен, но содержимое может подвергнуться действию пищеварительных соков и потерять жизнедеятельность. И здесь дело кончается фактической

гибелью эндопаразита, несмотря на еще сохранившуюся его внешность. В таких случаях говорят о транзитном прохождении яиц или цист через организм животного с потерей их инвазирующих свойств; последнее обнаруживается, если на путях дальнейшего пассивного движения во внешней среде они попадут в подходящий для жизни биотоп или будут проглочены животным того вида, который является хозяином для наших паразитов (фиг. 3, *II*). Если рассматри-



Фиг. 3. Схема характера прохождения паразитических начал из внешней среды через организм хозяев. Объяснение в тексте. Оригинал

ваемое явление и не ведет к положительным биоценологическим последствиям, то все же практическая значимость его может быть немалой. Как известно, зараженность человека или животных эндопаразитами пищеварительного аппарата диагносцируется исследованием фекалий на яйца глист или на простейших. При нахождении этих образований делают вывод, что обследуемый организм заражен обнаруженными паразитами. Однако такое формально правильное заключение в ряде случаев оказывается ложным, в частности при явлениях транзитного прохождения яиц или цист. Результаты предварительного диагноза необходимо подтвердить доказательством того,

принадлежат ли обнаруженные яйца или цисты паразитам, живущим и размножающимся в организме обследуемого хозяина, или же последний совершенно свободен от аналогичных паразитов, в то время как его пищеварительный канал служит лишь путем прохождения яиц или цист вместе с пищеварительными материалами. При недоучете этих возможностей мнимый паразитизм принимается за истинный, что и ведет к ошибочным последствиям. Так, «новый» паразит человека *Oxyuris incognita*, описанный лишь по наличию яиц в фекалиях, на самом деле оказался растительноядной нематодой *Heterodera radicicola*, поражающей картофель, брюкву, редис, морковь и другие корнеплоды. При поедании зараженного материала яйца этой нематоды не перевариваются, а проходят через весь кишечник человека, симулируя настоящих паразитов.

В порядке такого же методологического недосмотра ошибочно были приписаны человеку «новые» кокцидии *Eimeria oxyspora* и *E. snijdersi*, оказавшиеся уже известным видом *Eimeria sardinae*, паразитирующим в семенниках сельди, салаки и других рыб (Thomson, Robertson). Проглоченные человеком с рыбной пищей ооцисты этой кокцидии были обнаружены в faeces человека и описаны за новые виды.

Однако, случаи транзита бывают и по отношению к таким паразитам, которые могут быть истинными паразитами рассматриваемого хозяина. У человека известны доподлинные случаи паразитирования печеночной двуустки, двуустки кошачьей и двуустки ланцетовидной (являющихся обычными паразитами коров, овец, свиней и других животных), установленные вскрытиями трупов. В то же время немало описанных случаев трематодозов человека являются мнимыми, так как диагноз ставился банальным исследованием faeces на яйца глист; обнаруженные яйца двуусток в действительности принадлежали не паразитам печени обследованного человека, а двуусткам, бывшим в печени коровы, овцы или свиньи, съеденной человеком. Такие диагностические ошибки могут быть чреваты последствиями, так как внимание лечащего врача направляется на ложный путь и на не существующую на деле причину болезни.

Продолжая начатое нами рассмотрение цепей питания, отметим случаи транзита паразитов через организм хозяина с выходом их в жизнедеятельном состоянии во внешнюю среду (фиг. 3, *V*), которая может стать источником заражения данными паразитами их природных хозяев. В таком случае можно говорить о животных паразитоносителях и диссеминаторах инвазионных начал во внешней среде, но без того, чтобы последние в них размножались.

Интересно отметить, что транзит через организм животного является обычным звеном жизненного цикла некоторых простейших, причем они не являются ни паразитами ни ложнопаразитами животного или человека. Речь идет о копрофильных или копрозойных простейших, видовая синонимика которых оказалась довольно богатой. Замечательна адаптация этих форм к условиям прохождения в инцистированном состоянии и с сохранением жизнедеятельности через кишечник человека или животного; и только в выброшенных фекалиях цисты вскрываются, и копрозойные простейшие переходят к активным стадиям существования (фиг. 3, *III*).

При многообразии возникающих звеньев цепей питания в известной доле вероятия осуществляются возможности попадания паразитиче-

ских начал в животных, могущих стать хозяевами соответствующих паразитов. Последнее положение мы даем в общей формулировке, не останавливаясь на дробных категориях паразитизма истинного, гостепаразитизма, паразитизма парадоксального и на группах смен хозяев.

Паразитические простейшие, например, амебы, будучи заглочены в инцистированном состоянии своим хозяином, выходят из оболочек цист и повторно размножаются в его кишечнике. Затем они инцистируются, и образовавшиеся цисты вместе с вегетативными особями выбрасываются с фекалиями наружу. Инвазирующей формой являются цисты, которые в свою очередь могут попасть в организм потенциальных хозяев, и т. д. В результате указанной последовательности питания хозяева заражаются свойственными им паразитами, которые размножаются в их организме и которыми хозяин в свою очередь загрязняет окружающую среду (фиг. 3, *VI*). Принимая в расчет подвижность хозяина и способность его передвигаться иногда на значительные расстояния, мы можем видеть в таких хозяевах фактор пассивного расселения эндопаразитов, если на новых территориях экологические условия будут благоприятствовать существованию внехозяинных форм наблюдаемых эндопаразитов. Эта же схема соотношений действительна и для многих круглых червей с прямым развитием, т. е. без участия промежуточных хозяев. Разница та, что из проглоченных яиц развиваются половые формы нематод, которые после копуляции дают обильную продукцию оплодотворенных яиц; последние на разных стадиях созревания попадают во внешнюю среду и здесь сразу или после известного периода развития зародыша могут заражать других хозяев.

Другой вариант паразитогостальных соотношений мы видим у некоторых кокцидий; заражение хозяина происходит путем проглатывания ооцист; в организме хозяина протекает период бесполого размножения; после ряда бесполых поколений паразиты переходят к размножению половому и в инцистированной форме ооцист выходят в свою очередь наружу и заражают внешнюю среду (фиг. 3, *VII*).

Все рассмотренные нами формы алиментарных соотношений касаются случаев, когда происходит прямое заражение организма и последний является единственным хозяином соответствующего паразита. Следовательно, «циркуляция» таких паразитов сочетается с переменой сред обитания в следующей последовательности: внешняя среда → хозяин → внешняя среда → хозяин и т. д. В таких случаях имеется лишь одно звено в цепи питания: субстрат → хозяин, вновь загрязненный субстрат → хозяин и т. д.

Однако в биоценотических отношениях часты случаи наслоения второго звена пищевой цепи, когда особь, заглотившая паразита, в свою очередь делается добычей животного того же самого или чаще другого вида. Что же делается при этом с паразитом? При ответе на этот вопрос мы исходим из предположения, что первый организм, съевший паразита (resp. его яйцо), является его первым же хозяином. Из заглоченных яиц выходят зародыши, в личиночной стадии оседающие в тканях или в полости тела хозяина, куда они проникают из кишечника (мы берем пример из биологии некоторых ленточных червей). Принципиально важным моментом является тот факт, что паразиты в силу своей миграции оказываются замурованными в теле хозяина, ибо из него они никак не могут выйти. Если

их хозяин живет долго, то они в конце концов погибают вследствие влияния реактивно-защитных процессов со стороны организма хозяина (например, омелотворение капсулированных паразитов) или же от собственного старения. Но если хозяин, обладатель таких еще жизнедеятельных паразитов, погибает в силу каких-либо обстоятельств (например, болезни, травмы и др.), то погибают и находящиеся в нем паразиты. Гибель хозяина может быть следствием того, что он делается добычей другого животного. Судьба паразитов в таком случае зависит от характера устанавливающихся взаимоотношений между избежавшими механического разрушения паразитами и их новым местонахождением, коим является организм животного (или человека); в последнем личиночные формы паразита могут бесследно погибать (аналогично схеме фиг. 3, *I*) или же они проделывают дальнейший жизненный цикл до половозрелого состояния, когда второй пожиратель является в то же время и вторым хозяином в жизненном цикле паразита. Чередование местообитания паразитов в таких случаях связано с этапами их жизненного цикла, могущими нормально и результативно протекать лишь при попадании паразитов всякий раз в подходящие местообитания. Эти соотношения представим следующей схемой:

яйцо → личинка → половозрелая особь → яйцо → личинка → взрослый паразит и т. д.;

внешняя среда → промежуточный хозяин → окончательный хозяин → внешняя среда → I хозяин → II хозяин и т. д.

Однако возможны отношения и другого порядка, отклоняющиеся от такого естественного цикла событий, но все же не нарушающие его дальнейшего течения. Пример можно почерпнуть из биологии лентеца широкого, являющегося, как известно, треххозяинным паразитом. В его втором, промежуточном, хозяине (пресноводные рыбы разных видов) этот паразит обитает в стадии плероцеркоида (гомологичной финнозной стадии цепеней). При пожирании, например, окуня с плероцеркоидами щукой плероцеркоиды проходят (при переваривании заглоченной рыбы) через стенку желудка щуки в полость ее тела и в мышцы и здесь оседают для дальнейшей жизни, заражая щуку впервые или усиливая уже имевшуюся ранее инвазию рыбы теми же паразитами, но полученными ею из другого источника. Бывает, что маленькая по размерам рыба делается добычей крупной рыбы того же самого вида; в таких случаях плероцеркоиды держат себя аналогично описанному. Подобную категорию явлений мы можем характеризовать как пассивное «переселение» паразита из съедаемого хозяина в другую особь хозяина того же самого ранга, чем несколько разнообразится нормальный ход жизни паразита.

При пожирании одним наземным животным другого (причем эти двое животных не являются сопряженной парой хозяев для паразита) паразиты последнего не обязательно погибают; наблюдаются случаи их сохранения иногда даже в совершенно не свойственном им хозяине, если среда его пищеварительного аппарата оказывается пригодной для жизни.

Такие обстоятельства иногда приводили к неправильным представлениям о принадлежности паразита тому хозяину, в котором они действительно были обнаружены. При вскрытии собаки в Тунисе были найдены ленточные черви, описанные под наименованием *Tae-*

nia punica. Однако последующее исследование привело к предположению, что истинным хозяином этой цестоды является какая-нибудь змея и что *T. punica* попала в собаку, когда та съела зараженную змею (Hall, Ransom, La Rue). Несколько лет спустя этот паразит был найден в кишечнике *Causus rhombeatus* и описан как новый род — *Ophiotaenia punica* (Sauthwell, Adler). В случае с собакой мы также имеем явление «пассивного» «переселения» половозрелого паразита из его природного хозяина в хозяина другого рода. Такие случаи редки, но они могли бы быть воспроизведены в экспериментальной обстановке; было бы крайне интересно выяснить характер влияния необычного хозяина на поселившегося в нем паразита. Что последний в нем живет — это доказывается самим внешним видом добытых паразитов. Другой вопрос, в какой мере выделяемые ими яйца сохраняют свойства к дальнейшему развитию. Один внешний вид дела не решает; необходима экспериментальная проверка и вот по каким основаниям. Наблюдалось, что яйца аскарид могут несколько лет оставаться живыми при хранении их в водном растворе формалина; что яйца живы — за то говорит продолжающееся в них развитие зародыша и его подвижность. Однако, как показали дальнейшие опыты, такие яйца (с подвижными зародышами!) не заразительны для подопытных животных в силу химического изменения оболочки, которая уже не поддается переваривающему действию пищеварительных соков, вследствие чего живые зародыши остаются замурованными в таких яйцах и фактически безвредными для хозяина.

Из изложенного видно, сколь большое значение имеет изучение цепей питания (в связи с биоценотическими соотношениями организмов) для выяснения путей «циркуляции» в биосфере биотопа эндопаразитов, заражение которыми связано с процессом принятия пищи (resp. питья воды). Паразитарные начала попадают в широкий круг организмов; однако жизненный цикл их может развертываться лишь в определенных хозяевах, адаптация к которым является результатом естественного отбора, связанного с филогенезом паразитов и свойственных им хозяев.

Однако случаи парадоксального паразитизма (например, паразит змеи попадает в собаку и живет в ней) указывают на неисчерпанные еще возможности использования паразитами необычных хозяев. Отсюда можно сделать предположение, что интродукция в состав биоценоза новых паразитов или новых хозяев при совпадении их биоценологических свойств и благоприятном действии экологических факторов внешней среды или в результате осуществляющихся адаптаций может повести к установлению новых «пар» паразитов и их хозяев.

Все рассмотренные нами примеры касаются случаев, когда эндопаразиты циркулируют в биосфере биотопа, а во внешней среде бывают лишь в пассивном состоянии. Наряду с ними в тех же самых биотопах могут существовать паразиты, экстрагостальные стадии которых являются активными сочленами биоценоза, временно обитающими или на твердом субстрате или в воде. Такие жизненные циклы мы наблюдаем у ришты, различных сосальщиков, лентеца широкого, ремнеца, анкилостомы, некатора и многих других паразитических червей.

В связи с активным состоянием экстрагостальных стадий эндопаразитов во внешней среде открывается новый путь проникновения

паразитов в их хозяев. Пассивные экстрагостальные стадии эндопаразитов попадают в своих хозяев лишь в процессе принятия ими пищи или питья воды. Та же закономерность действительна и для многих активных стадий аналогичных паразитов. Новым моментом является способность экстрагостальных форм некоторых паразитов активно внедряться в толщу покровов хозяина и проделывать в нем более или менее кружный миграционный путь, пока, наконец, паразит не достигнет свойственного ему места обитания в организме хозяина (жизненный цикл бильгарций, некатора, анкилостомы). Следовательно, в таких случаях соответствующим моментом биоценологических соотношений является не установление цепей питания, а непосредственный контакт тела хозяина с субстратом (resp. водой, землей) биотопа, заселенным активными экстрагостальными стадиями нашего паразита. Необходимо отметить, что некоторым паразитам свойственны оба пути проникновения в организм хозяина: пассивно — per os и активно — внедрением в кожные покровы.

Изучение биоценологических отношений паразитов и их хозяев в конкретных условиях биотопов ведет к возможности искусственного нарушения этих отношений, разрыв которых освобождает хозяина от весьма вероятной перспективы заражения соответствующим паразитом; в этой сфере обстоятельств профилактика паразитарных болезней контролируется направляющими данными биоценологии.

Остается отметить еще одну форму соотношений эндопаразитов и их хозяев, когда адаптация первых к последним достигает исключительной специализации. Речь идет о тех эндопаразитах, которые на настоящем этапе своего филогенеза нигде и ни в какой стадии жизненного цикла не бывают вне организма хозяина. Следовательно, и «циркуляция» поколений этих паразитов протекает исключительно в биосфере данного биотопа. Пути заражения такими эндопаразитами сводятся, главным образом, к процедуре питания хищнического порядка, когда животное пожирает зараженного хозяина (например, трихинозная крыса пожирается здоровой крысой или делается добычей свиньи или другого животного).

Другим вариантом таких алиментарных отношений является питание паразитарного типа, как, например, у кровососущих переносчиков: малярии (*Anopheles*), клещевого спирохетоза (*Ornithodorus papillipes*), ультравируса лихорадки папатачи (москит), различных трипаносом (тсе-тсе, слепни), пироплазм (клещи) и многих других. Особенностью биоценотических отношений в таких случаях является то, что кровососы пользуются для питания лишь крайне малым количеством крови хозяина, который служит для многократного повторного использования в качестве источника питания. Однако в капле всосанной крови передаются кровососу и находящиеся в ней паразитарные начала. Если кровосос является хозяином для дальнейшего развития в нем паразитов и если тому благоприятствуют факторы внешней среды (например, температура) и «состояния» организма переносчика, то с течением времени напившееся зараженной крови насекомое или клещ приобретает инвазирующие свойства; при последующем акте питания на подходящем хозяине кровосос впрыскивает в его организм паразитов, которые проделывают весь дальнейший жизненный цикл, если тому не препятствуют какие-либо особые состояния организма данной особи хозяина.

Таким образом циркуляция паразитарных начал исключительно в биосфере обеспечивается в рассмотренном примере деятельностью переносчиков и особенностями их биоценотических отношений к возможным хозяевам соответствующих паразитов. И здесь налицо наличие модифицированных циклов питания. В редких случаях циркуляция паразитов в биосфере осуществляется при прямом контакте здорового животного с больным хозяином того же самого вида. Так передается, например, *Trypanosoma equiperdum* — возбудитель случной болезни лошадей.

II. Переходим к вопросу об отношении паразитоценозов хозяев к биоценозам, членами которых являются эти последние. При всей пространственной обособленности организма как среды обитания паразитов его население в большинстве случаев не замкнуто в организме, но в тех или других стадиях жизненного цикла попадает во внешнюю среду. Следовательно, и биоценотические связи не ограничиваются только организмом как средой обитания, но распространяются в известной мере и на открытую природу, членом биоценоза которой является хозяин изучаемых паразитов. Таким образом устанавливается известная сфера общности паразитоценоза хозяина с ценозом открытой природы при всем их характерном различии. При оценке моментов общности указанных ценозов следует учитывать фактор времени: для многих эндопаразитов характерны превалирующие сроки их обитания в организме хозяина над сравнительно коротким периодом пребывания (без потери жизнедеятельности) во внешней среде.

Говоря все время о паразитоценозах, мы имели в виду лишь эндопаразитарное население организма хозяина; но последний часто обладает и различными наружными паразитами. К какой категории ценозов следует их причислить? Уже заранее можно предвидеть, что на этот вопрос не может быть дано общего ответа, равно действительного для каждого частного случая. Этому удивляться не приходится, так как и между самыми градациями категорий паразитизма нет вполне резких границ. Напомним общеизвестные отношения некоторых паразитов, живущих то на поверхности кожи, то в ее толще или в толще других органов и в полостях внутренних органов (чесоточные клещи, личинки оводов, глохидии моллюсков и др.). Точно так же наблюдаются постепенные градации в установлении более тесных связей между свободно живущими эктопаразитами и их хозяевами. На стр. 1403 приводятся важнейшие ступени установления таких связей.

В лице представителей первых четырех групп мы имеем членов «открытых» биоценозов, биоценотические связи которых с их хозяевами последовательно укрепляются, а с другими сочленами биоценоза соответственно слабеют. В то время, когда эктопаразиты живут на своем хозяине, они, естественно, подвергаются влиянию новых биоценотических факторов и являются, с этой стороны, членами паразитоценоза хозяина, оставаясь все же под известным влиянием факторов внешней среды биотопа — арены жизни хозяина. Эта связь с хозяином все более и более превалирует у представителей других групп паразитов и доходит до своего предела в форме установления полной зависимости эктопаразита от хозяина и невозможности первого жить в свободном состоянии. Такие паразиты являются членами паразитоценоза хозяина, хотя и здесь они могут быть объектом

Паразитоценозы — Члены биоценоза

I. Свободно живущие в природе эктопаразиты вступают в кратковременный контакт со своими хозяевами лишь для принятия пищи (например, комары, мошки, слепни и др.).

II. Эктопаразиты, живущие свободно большую часть времени в природе, присасывающиеся для питания к своим хозяевам в различных фазах своего метаморфоза, причем процедура сосания крови длится несколько дней. У таких паразитов устанавливаются новые условия обитания — на теле хозяина в «сцепленном» с ним состоянии, причем период свободной жизни в теплое время года явно превалирует над сроками жизни на хозяине (например, иксодовые клещи).

III. Паразиты с резко отмечаемой специализацией формы существования в разные фазы метаморфоза.

Например, взрослая форма свободноживуща и ничем не питается, личинки же являются полостными или тканевыми паразитами. Соотношение периодов свободной жизни и паразитарного состояния сдвигается в сторону удлинения последнего (овода, мухи, дающие явление миаза).

IV. Паразит почти выключается из жизни во внешней среде, где могут быть лишь пассивные формы их жизненного цикла (например, куклородные мухи).

V. Эктопаразиты проводят весь жизненный цикл на хозяине и вне тела хозяина не живут (пероеды, власседы и др.).

VI. Эктопаразиты живут на поверхности покровов и в их толще (чесоточные клещи) и вне хозяина существовать не могут (переход от эктоk эндопаразитизму).

проявления своеобразных отношений с сочленами биоценоза арены жизни хозяина. Например, известны наблюдения, когда птицы выклевывают личинок кожных оводов из кожных покровов животных.

Хотя и нет резкой грани, отделяющей паразитоценозов хозяина от биоценоза, в состав которого входит последний, все же разграничение этих двух экологических понятий необходимо ввиду своеобразия условий существования одних организмов за счет особей других видов. Несмотря на кажущуюся малую связь эктопаразитов со своими хозяевами, первые подвержены влиянию вторых и в свою очередь оказывают на них своеобразное действие. Что кровососущие эктопаразиты могут вызывать тяжелые интоксикации своих хозяев и быть причиной их резкого ослабления и даже гибели — это хорошо известно (например, колумбацкая мошка и скот; «гнус» и млекопитающие животные); но даже эктопаразиты с грызущими ротовыми органами, не могущие «достать до крови» хозяина, оказывают на его организм иногда весьма существенное действие. Недавно докладывалось, что лошадиный власоед может передавать ультравирус злокачественной анемии здоровым лошадям. Martin, работая в Абиссинии (1935), натолкнулся на интересный факт, что у морских свинок, сильно зараженных власоедом *Gyropus gracilis*, при внутримозговой инъекции вируса бешенства развиваются эпилептические судороги, и свинки погибают в срок, не позднее двенадцати часов, тогда как слабо зараженные свинки не реагируют судорогами на инъекцию этого вируса.

Благодаря действию на организм хозяина как на субстрат обитания эктопаразиты могут жить на данном хозяине лишь в известных комбинациях. Например, подмечено, что глохидии моллюсков и паразитические ракообразные не могут существовать одновременно на одной и той же рыбе; при наличии глохидий не бывает паразитических рачков, и наоборот.

Таким образом изучение паразитоценозов имеет столь же важные, сколь и многообещающие цели. Установление закономерностей

в сочетаниях видов паразитов, могущих обитать в данном хозяине, является основой для понимания действия таких комбинаций на организм хозяина с учетом своеобразия последнего как среды обитания, в свою очередь связанной с тем или другим биотопом. Именно по этой линии исследования можно дойти до понимания явлений паразитоносительства и патогенеза паразитозов. Такие задачи разрешимы только в процессе комплексирования научно-исследовательской работы на почве объединения вокруг конкретной цели внимания и сил экологов, паразитологов, патологов и других специалистов, смотря по характеру каждой частной темы.

III. Однако и экология в обычном ее понимании находит весьма широкое приложение к различным паразитологическим проблемам. В качестве примера можно привести основные данные тех эколого-паразитологических исследований, которые ведутся в моих лабораториях в течение последних десяти лет.[1]

В 1923—1924 гг. перед нами возникла задача обоснования биологическими методами в условиях природы и хозяйства СССР борьбы сначала с клещом *Ixodes ricinus* — специфическим переносчиком пироплазмоза крупного рогатого скота, вызываемого *Babesiella bovis*, затем с другими клещами того же семейства иксодовых, которые играют аналогичную роль по отношению к пироплазмозам лошадей, овец, тейлериозу крупного рогатого скота и др. Важность поставленных задач очевидна уже из того, что пироплазмозы являются доминирующими паразитарными болезнями, общий убыток которых в народнохозяйственном отношении весьма велик. Вторая особенность положения дела та, что для некоторых форм этих болезней не существует пока сколько нибудь действенной терапии. Наконец, методы иммунизации не могли получить повсеместного применения по принципиальным причинам, в целях избежания создания резервуаров вирусов, из которых инвазия все же черпалась бы переносчиками. По всем этим причинам выдвинулась на первый план необходимость борьбы с пироплазмозами путем прямого и косвенного воздействия на их переносчиков. Сама по себе эта идея не нова, и борьба с клещами давно уже практикуется в США, в Африке и других местах. Выработаны действительные методы борьбы с некоторыми клещами применительно к условиям фермерских хозяйств и особенностям климата названных стран.

В СССР вопросы борьбы с клещами встали вплотную лишь после революции. Первой задачей являлась проверка основных способов борьбы с клещами, описанных в литературе и принятых на практике в зарубежных странах. Дело шло не о механическом применении известных мер борьбы с клещами, а об опытной проверке и модификации их применительно к природным условиям пироплазмозных районов СССР и к новым формам социалистического хозяйства. Создание совхозов и политика коллективизации, особенно при сплошном ее проведении, открыли широчайшие возможности регулярного осуществления потребных мер, лишь бы они были обоснованы и полезны.

[1] Работы мои и моих сотрудников, положенные в основу последующего изложения, опубликованы в нижеперечисленных сборниках (см. литературу). Часть материалов по Таджикистану публикуется здесь впервые по приготовленным к печати данным.

Клещи — переносчики пироплазмозов — являются членами биоценозов различных биотопов, которые или остаются в «девственном» состоянии или же используются человеком в качестве пастбищ для скота. Проводя часть своего жизненного цикла в природе, клещи (семейство иксодовых) нападают во время питания на своих хозяев и остаются присосавшимися к их покровам («сцепленное с хозяином состояние») в качестве сочленов паразитоценоза вплоть до насыщения, после чего они отваливаются и попадают на землю. Срок питания у разных видов клещей различен — от 4—5 дней и более.

Борьба с клещом-переносчиком имеет целью вывести его из состава биоценоза пастбищ, используемых скотом, и прилежащих территорий. Это может быть достигнуто уничтожением клещей на скоте, когда они присасываются для питья крови (прямые меры уничтожения клещей клещеубивающими жидкостями, применением купаний в ваннах, опрыскиванием или обтиранием тела животных соответствующими растворами), или же на клещей воздействуют косвенными мерами видоизменения экологических условий существования в заселенных ими биотопах; к таким косвенным мерам относятся, например, попытки измора клещей голодом благодаря временному оставлению пастбища, не используемого для скота, мелиоративные работы по осушению пастбищ, улучшение пастбищ и др.

Однако, условия рентабельности применения упомянутых мер варьируют в зависимости от видовых биологических свойств клещей-переносчиков, а также от характера природных особенностей и форм хозяйственного использования той территории, на которой клещи должны быть истреблены. Следовательно, практике клещеистребления должна предшествовать обследовательская работа экологического и биологического характера. Задача в сущности сводится к изучению биоценотических соотношений применительно к «ведущему» сочлену биоценоза, — биотопов, используемых для хозяйственных целей биотопов. Понятие «ведущий сочлен биоценоза» выдвигается применительно к конъюнктуре места и к поставленным целям исследования. В нашем понимании таковым является клещ-переносчик (их может быть не один, а несколько видов), являющийся специфическим агентом-распространителем пироплазмозов скота. При удалении этих клещей из состава биоценоза (т. е. при очистке определенной территории от клещей) новые случаи пироплазмоза аутохтонного происхождения уже невозможны, и пироплазмоз здесь прекращается, если на очищенной территории не появятся снова клещи-переносчики (занос со скотом, занос дикими животными, размножение немногих уцелевших клещей и др.). Само собой разумеется, что в составе того же самого биоценоза могут быть и другие «ведущие» сочлены, если мы будем подходить к его изучению от другой отправной точки зрения (например, грызуны и их блохи — как компоненты биоценозов очагов чумы; слепни, комары и клещи и водяные крысы — в очагах туляремии и др.).

§ 1. Первым вопросом при таком исследовании является констатация вида клеща-переносчика в составе фауны биоценоза и установление действительной возможности передачи им возбудителей пироплазмозов

скоту в природных условиях используемой территории. Последняя оговорка необходима потому, что не всякое место обитания специфического переносчика известных болезней является точкой географического распространения данной болезни. Другими словами, не везде, где обитает, например, анофелес, могут быть первичные случаи малярии аутохтонного происхождения (анофелизм без малярии); аналогичные соотношения могут иметь место для клещей и пироплазмозов, комара *Aëdes aegypti* и желтой лихорадки или лихорадки денге и др. Не вдаваясь в анализ причин этих явлений (весьма различных для разных случаев), подчеркнем, что подобные исключения ни в малейшей мере не подрывают значения специфических переносчиков, так как в их отсутствие распространяемые ими болезни не могут иметь места, кроме случаев приезда людей, уже заразившихся или заболевших в другом месте (resp. привоза скота с вирусоносителями или миграций животных — резервуаров вирусов); такие завозные случаи должны быть отмечаемы особо, ибо они говорят лишь о распространении больных или уже заразившихся; и если мы будем давать карту нозогеографии болезней, передаваемых специфическими переносчиками, лишь на основании пунктов нахождения больных (resp. уже зараженных) людей, то такая карта не совпадет в своих деталях с подлинной картиной потенциального географического распространения самой болезни, потому что уже заразившиеся люди могут заехать в такие места, где по природным условиям передача возбудителей данной болезни не может быть осуществлена даже при наличии в природе специфических переносчиков этой болезни. Следовательно, данные медицинской и ветеринарной статистики трансмиссивных болезней[1] недостаточны для суждения о всех деталях географического распространения соответствующих болезней с точки зрения контроля его факторами экологического порядка.

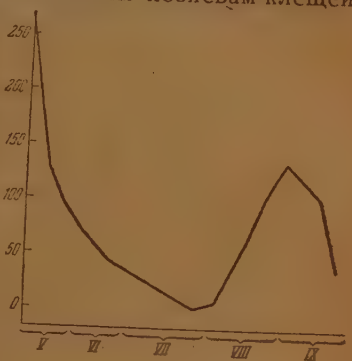
§ 2. Второй вопрос — это выяснение количества и колебаний численности переносчика на данной территории. Хотя клещ *Ixodes ricinus* за весь свой жизненный цикл проводит на хозяине всего 15—20 дней, а остальное время (могущее растягиваться до 2700 дней и более) пребывает в природе, методы численного определения его в последней мало результативны. Способ Nutall — проволакивание длинной полосы марли по земле в расчете, что часть клещей будут зацеплена марлей, — пригоден лишь для более или менее ровных мест с травяной растительностью. При всей недостаточности его применение позволяет судить о приуроченности клещей к определенным растительным группировкам. Так, *Ixodes ricinus* в Лычковском районе б. Новгородской обл. связан с сообществом белой ольхи с орляком и не попадается в открытых зарослях *Pteris aquilina* (Б. Померанцев). Метод пробных площадок неприменим вовсе для учета клещей в природе, поэтому приходится пользоваться определением интенсивности и экстенсивности заклещевения тех или других хозяев клещей, связанных постоянно или временно с данной территорией. Интенсивность заклещевения характеризуется средним количеством клещей на голову животного, а экстенсив-

[1] Т. е. болезней, распространяемых или передаваемых агентами — в. лице переностиков инфекций и инвазий.

ность — процентом хозяев, зараженных клещами. Проводимый в регулярные промежутки времени подсчет клещей на животных позволяет судить о динамике заклещевения хозяев на период активного состояния клещей в природе.

Динамика заклещевения определяется численностью клещей на данной территории, течением их жизненного цикла (со всеми влияющими на него причинами), плодовитостью паразитов (включая действие факторов, регулирующих их численность) и наличием хозяев, используемых клещами.

Само собой разумеется, что динамика заклещевения должна быть определяема по отношению к определенным хозяевам клещей. При адаптации клещей к использованию для питания хозяев нескольких видов динамику заклещевения необходимо выявить для каждого вида хозяев особо, ибо только таким путем возможно раскрытие биоценотических отношений трофического характера между клещами и их хозяевами как сочленами биоценоза; или же в первую очередь выделяют вид (resp. виды) хозяина «ведущего» значения (см. стр. 1386); в нашем случае таким является крупный рогатый скот, который по отношению к *Ixodes ricinus* служит хозяином, кумулирующим на себе этих клещей, в то время как другие сельскохозяйственные животные — лошади, овцы, свиньи — не играют сколько-нибудь существенной роли в прокормлении этих эктопаразитов.



Фиг 4. Кривая сезонного заклещевения крупного рогатого скота, отражающая обычные биологические отношения *Ixodes ricinus* (пастбище Замошье). Н. Алфеев

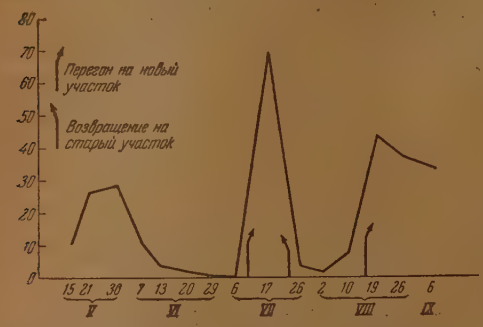
Изучение динамики заклещевения крупного рогатого скота по отношению к *I. ricinus* позволило установить закономерность этого явления; она наглядно иллюстрируется приводимой кривой (фиг. 4). Перезимовавшие голодные клещи массами нападают на скот на пастбище и по мере насыщения падают со скота на землю. Скот является своего рода коллектором-пропускником клещей; степень заклещевения падает по мере того, как весь «запас» или все наличие клещей территории, которая используется скотом для пастьбы, перебывает на своих хозяевах. В типичных случаях во второй половине лета наблюдается второй подъем заклещевения, вызванный течением метаморфоза клещей и появлением новых (голодных) фаз их превращения.

Так как через осматриваемых нами хозяев идет «поток» клещей, то установление степени заклещевения при осмотре скота не дает непосредственного представления об абсолютной численности клещей на данной территории («запас клещей в природе»). В то же время сравнение динамики заклещевения в одном и том же пункте в разные годы или в разных пунктах в один и тот же сезон позволяет судить об относительных количественных вариациях численности клещевого населения.

Несмотря на относительный характер данных по динамике заклещевения, они имеют большую практическую ценность, ибо

определяют сроки сезона, в течение которых клещи должны быть уничтожаемы на их хозяевах.

§ 3. Биоценотические соотношения между клещами и их хозяевами в условиях данного биотопа могут подвергаться влиянию экзогенных факторов и прежде всего хозяйственной деятельности человека, благодаря чему нарушается закономерность хода заклещевения скота. Речь идет о порядке использования пастбищных угодий; в ряде случаев весь скот содержится сначала на участке А; здесь животные подвергаются нападению клещей и в конце концов очищаются от них. По использовании пастбища скот перегоняют на участок Б, который в текущем году не был еще занимаем для пастьбы. Перегон на такой участок, как правило, сопровождается усилением заклещевения или поднятием новой волны заклещевения скота (Померанцев, Благовещенский, Алфеев), не равнозначной по своим причинам второму подъему заклещевения, о котором говорилось выше (фиг. 5). В новом случае вторичное заклещевение скота зависит, главным образом, от нападения на него клещей, остававшихся голодными и весну и начало лета, вплоть до первого появления на данном участке скота.



Фиг. 5. Кривая сезонного заклещевения крупного рогатого скота самками *Ixodes ricinus*, извращенная перегонами скота на смежные участки (Семеновщина). Б. Померанцев

Следовательно, оно вызвано не течением метаморфоза уже напитавшихся клещей, а удлиненным голоданием перезимовавших клещей и запоздалой возможностью использования ими скота для питания.

Последние две причины обусловлены деятельностью человека и по отношению к биоценотическим связям клещей являются факторами экзогенного и, в частности, антропогенного порядка. Как таковые, они могут весьма варьировать, что в конце концов резко нарушает правильность динамики заклещевения, обычно находящейся под контролем факторов естественного порядка. Это в свою очередь отражается и на практических последствиях, так как нарушение и извращение сезонности заклещевения естественно должно изменять и сроки клещеистребительных мероприятий на скоте.

Отсюда неизбежен вывод: рассмотрение биоценотических соотношений клещей и их хозяев должно вестись с применением методов хозяйственно-экологического изучения биоценозов данной территории (Е. Павловский).

§ 4. Так как среди иксодовых клещей есть виды с широким кругом используемых хозяев различных видов и *Ixodes ricinus* принадлежат именно к таким клещам, то возникает вопрос, какие виды хозяев служат источниками прокормления

и для каких фаз метаморфоза *Ixodes ricinus*. Постановкой этой задачи весьма расширяются подлежащие изучению биоценотические отношения трофического характера до охвата всех пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, являющихся сочленами биоценоза данной территории или лишь временно (или случайно) ее посещающих.

Выдвигаемый вопрос, помимо существенного теоретического интереса, ведет к выводам важного практического значения. Когда мною была построена первая в СССР ванна для купания крупного рогатого скота в целях уничтожения *Ixodes ricinus*, в ветеринарной печати раздавались (правда, единичные) возражения, что такие ванны неприменимы для скота, так как клещи питаются и на диких животных, а их перекупать нельзя (В. Якимов). На такое возражение может быть дан ответ изучением биоценотических соотношений данной территории, касающихся всего круга потенциальных хозяев клещей в конкретных хозяйственных условиях ее биотопов. Такая задача и была поставлена нами для разрешения по ходу наших «противоклещевых работ», которые проводились с 1924 по 1931 г. в б. Новгородском округе и в Ленинградской обл. Нас интересовали прежде всего факторы трофического порядка: какие хозяева из числа диких животных и в каких количественных соотношениях связаны с *Ixodes ricinus* в разных стадиях его метаморфоза на территориях, используемых под пастбища в районе наших работ. Эта конкретная задача должна повести к выявлению закономерностей, действительных для более широкого круга местностей, сходных по экологическим особенностям и формам их сельскохозяйственного использования.

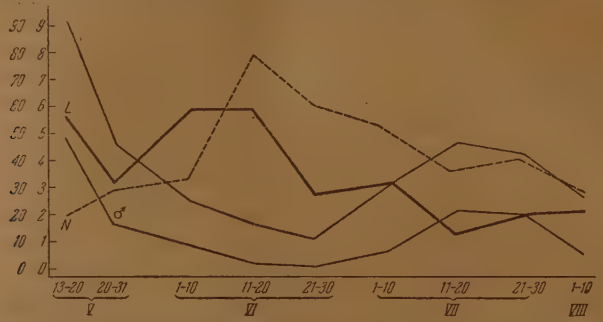
Анализ динамики заклещевения при сменном использовании пастбищных участков (фиг. 5) приводит к заключению, что необычное по сроку заклещевение скота на новом участке пастбища может быть следствием недостаточности диких животных для прокормления всего запаса клещей; поэтому голодающие клещи немедленно нападают на скот, как только он появляется на нетронутом пастбище. Все же такое вполне правдоподобное и логичное объяснение нуждается в реальных доказательствах.

Последние были получены на обширном материале по выяснению степени заклещевения диких млекопитающих и птиц, вылавливаемых или отстреливаемых на территории обследуемых пастбищ в течение всего сезона работ на протяжении 1929 и 1930 гг. Так, в с. Семеновщине добыто было 216 экземпляров птиц, относившихся к 70 видам. Лишь отдельные представители 20 видов птиц имели на себе крайне малое количество клещей. В общем на каждую голову добытой птицы приходилось в среднем 0 самок, 0.004 самцов и 0.68 нимф и 0.26 личинок *Ixodes*. Отсюда вывод: практическое значение птиц как массовых хозяев клещей на изучаемых пастбищах ничтожно и то только в отношении нимф и личинок.

Из диких млекопитающих был добыт 431 экземпляр (14 родов, 16 видов) с превалированием ежей (284 экземпляра). На черных крысах, пасюке, домовых мышах, рыжих полевках, землеройках рода *Neomys*, кротах и ласках не было найдено ни одного клеща. Зараженность остальных млекопитающих была неравномерная. На 7 полевых мышах в среднем сидело по 1 нимфе и личинке; 14 желто-

горлых мышей кормили по 0.2 личинки каждая, а 15 полевок носили только по 0.07 нимфы; 5 водяных крыс имели все вместе 1 сумку, 1 нимфу и 1 личинку; 6 садовых сонь кормили в среднем по 3 нимфы и по 6 личинок; 5 белок обыкновенных имели по 3—4 нимфы и по 2 личинки.

Зато другую картину показали ежи, приютив на себе в среднем по 1.43 самца, 3.44 самки, 57.05 нимфы и 36.36 личинки. Отдельные экземпляры ежей показывали громадную зараженность клещами, но по отношению к личинкам и нимфам *Ixodes* (например, до 400—450 штук на одном еже). Обильный материал и детальное его изучение позволили установить сезонность в степени заклещевения



Фиг. 6. Колебания количества *Ixodes ricinus* в фазе личинок (L), нимф (N), самцов (♂) и самок (♀) на ежах (Семеновщина б. Новгородского округа, 1929 г). Б. Померанцев

ежей, причем оказались различия в динамике заклещевения их различными стадиями метаморфоза *Ixodes ricinus* (фиг. 6), что связано с различными календарными периодами пищевой активности личинок, нимф и взрослых клещей.

Проба установления корреляции между количеством клещей на ежах и присутствием или отсутствием скота на данном участке пастбища дала на материалах работ в с. Семеновщине б. Новгородского округа показательные выводы. Из ежей, выловленных 31/V—5—22/VIII на выгоне, где пасся скот, по подсчету 27 экземпляров было в среднем на каждом животном по 0.9 самца, по 2 самки, 43.2 нимфы, 57.4 личинки. Ежи, выловленные на участке, где скота не было, носили на себе по 8 самок, 4 самца, 44.1 нимфы и 27 личинок (Б. Померанцев).

Сопоставляя эти данные по заклещевению ежей с наличием или отсутствием крупного рогатого скота на участках, с которых взяты ежи, мы устанавливаем известную обратную зависимость: при наличии пасущегося скота заклещевение ежей взрослыми стадиями гораздо более слабо, чем в отсутствии скота, тогда как для нимф клещей такой закономерности не обнаруживается. Следовательно, ежи являются хозяевами преимущественно личинок и нимф *Ixodes ricinus*.

На основании приведенных данных можно установить закономерность соотношений роли обследованных животных в питании *Ixodes ricinus*: в деле пропуска клещей для питания играет важнейшую роль

крупный рогатый скот и ежи, причем на первом преобладают самки, а на вторых личинки и нимфы.

Сопоставляя все эти данные по биоценотическим соотношениям клещей и других сочленов биоценоза, мы вправе признать, что ведущая роль в качестве хозяев клещей принадлежит на изученной территории прежде всего крупному рогатому скоту; из диких животных видное место занимают ежи, однако, кормящие преимущественно личинок и нимф.

Описанное выше исследование является не чем иным, как изучением «круговорота» или динамики клещей в природе относительно паразитирования их на различных хозяевах (Е. Павловский). Эта биоценологическая часть работы дает нам ответ на поставленный вопрос практического значения: целесообразно ли уничтожать клещей на скоте, если они бывают и на диких животных. К рассмотрению ответа и перейдем.

§ 5. Вопрос этот имеет первостепенное значение, ибо при диффузном паразитировании и на домашних животных и на животных дикой фауны уничтожение клещей только на хозяевах первой категории не поведет к очистке соответствующей территории от иксодовых клещей, так как они будут продолжать свое существование за счет питания кровью диких животных и местами, вероятно, и зимования в их шерсти. Возможно, что количественные соотношения паразитов и изменяются, но мы разбираем общий вопрос возможности изъятия данного вида клеща из состава биоценоза интересующей нас территории. Биоценотические отношения здесь весьма сложны, ибо зависимости существования клещей определяются не только фактом наличия пригодных для них хозяев, но и численностью последних, различиями величины поверхности тела, к которой могут присасываться клещи (например, корова и еж), специфической «привлекательностью» фактических и потенциальных хозяев для клещей и др.

Если мы располагаем фактами, убеждающими нас в известной специализации хозяев в отношении паразитирования на них разных фаз метаморфоза клещей (в нашем примере преимущественное паразитирование взрослых *Ixodes ricinus* на скоте при большом использовании нимфами и личинками и скота и ежей), то это обстоятельство дает нам в руки оружие для осуществления рентабельной борьбы с клещами.

Регулярное уничтожение клещей на скоте с охватом взрослых клещей (самок), не считая даже личинок и нимф, могущих одновременно погибать на скоте, в конце концов затрагивает и те особи клещевой популяции нашей территории, которые были связаны с дикими животными, в частном случае с ежами.

Дикие животные (в нашем примере ежи), являясь хозяевами личинок и нимф клещей, при наличии крупного рогатого скота служат поставщиками взрослых клещей для последнего. Другими словами, личинки и нимфы, которые питались на ежах и других диких животных, при последующем ходе метаморфоза будут иметь шансы перехода в фазе самок на скот и быть на нем уничтоженными в процессе клещеистребительных работ на скоте.

Таким образом, целесообразность клещеистребительных работ по отношению к разобранному биологическому типу клещей получает полное теоретическое обоснование. Выявленная форма круго-

ворота клещей по их хозяевам позволяет надеяться на исчерпаемость на пастбищах естественного запаса *Ixodes ricinus* при регулярных клещеистребительных процедурах на скоте, т. е. на выведение *I. ricinus* из состава биоценоза в нашей местности. Мы особенно подчеркиваем необходимость регулярной работы, потому что пропуск сроков, своевременность которых обусловливается особенностями биологии клещей и моментами биоценотических соотношений, создающихся на данной территории, ведет к ускользанию значительных партий клещей от истребительных воздействий; вытекающие из этого обстоятельства последствия при желании могут быть использованы в качестве аргументов против самого принципа борьбы с соответствующими переносчиками, каковой скепсис не соответствует принципиальному положению дела.

К сожалению, в СССР не было пока проведено клещеистребительных работ по отношению к *Ixodes ricinus* в течение потребного периода и во все необходимые сроки. Поэтому нам остается сослаться на пример одной фермы в Англии, где овцы подвергались регулярному купанию в течение почти трех лет, и в результате этого заклещевение *I. ricinus* снизилось со 100 клещей до 0.5 клеща на голову овцы, одновременно прекратились и заболевания овец, побудившие к проведению указанной меры.

§ 6. Практика клещеистребления на скоте связана с применением ванн для купания скота в растворах, ядовитых для клещей и, в соответствующей концентрации, не вредных для скота. В силу громоздкости и особенностей конструкции сооружения ванна является своего рода стационаром, к которому в определенные сроки пригоняют скот для купания. В «свободное» время скот пасется на пастбищах. В связи с этими условиями возникает вопрос о месте сооружения ванны с учетом расположения территорий, используемых скотом для пастьбы или при перегонах.

В изучении биоценотических отношений клещей, как ведущих (в нашей концепции) сочленов биоценоза, важным моментом исходного значения является установление факта доподлинной принадлежности найденных клещей к фауне места их обнаружения.

Когда наблюдатель снимает клещей в каком-либо месте с животного, то он согласно общим правилам этикетирования отмечает место и время взятия материала и наименование хозяина клеща. Но этим определяется формальная принадлежность вида убитого клеща к фауне точки сбора материала, каковая и включается в ареал распространения интересующего нас вида паразита.

Обыкновенно это вполне соответствует действительности, но в ряде случаев такое заключение по существу является ложным. Дело в том, что иксодовые клещи присасываются к хозяину на различные сроки, а некоторые, как *Boophilus* и др., проделывают на нем весь метаморфоз от фазы личинки до взрослого состояния. Все это время клещи находятся в «сцепленном» состоянии со своим хозяином и пассивно передвигаются с ним. Если клещ присосался к животному, ведущему стационарный образ жизни, то он и остается на территории данной географической точки в пределах биотопов, обитаемых или посещаемых хозяином клеща.

Другое дело, когда клещ присасывается к хозяину, которому предстоит миграция или перелет,—тогда с этим хозяином клещ

может быть занесен в такой пункт, который не принадлежит к ареалу распространения данного вида клеща и где последний не обитает. Такими причинами можно объяснить парадоксальные факты единичных находок *Hyalomma* или *Haemaphysalis* в районе Ленинградской обл. и в Южной Швеции. Весьма вероятно занесение этих клещей птицами.

Еще больше аналогичных возможностей осуществляется хозяйственной деятельностью человека, перегоняющего часто большие табуны и стада по длинным трактам в торговых целях или регулярно перебрасывающего скот по прогонным путям при кочевом использовании пастбищ. Если мы осматриваем, например, овец в горном районе, где овцы живут все время и куда не было ввоза извне никаких домашних животных, то находимых на овцах клещей действительно можно считать принадлежащими к фауне места их обнаружения. В тот же район могут быть пригнаны овцы на летние альпийские пастбища с низин. На этих овцах мы также находим клещей. Формально, по правилам этикетирования, мы вправе писать, что такие-то клещи найдены в таком-то горном пункте, но это может вовсе не соответствовать действительной принадлежности клещей к фауне места их обнаружения. Последнее налицо тогда, когда клещи нападают на овец в самом горном пункте и когда в нем возможно прохождение всего жизненного цикла клещей в природе (т. е. вне организма хозяина) и их размножение.

По отношению к клещам эти факторы определяются следующими комплексами:

1) наличием хозяев для личинок, нимф и взрослых клещей;

2) существованием макро- и микроклиматических условий в экологической обстановке, благоприятных для всего жизненного цикла и для размножения клещей;

3) третий комплекс факторов зависит от человека и определяется моментами хозяйственного порядка: условия пастьбы, регулярность использования биотопов клещей, стойловое содержание животных, возможность заноса клещей с кормом и др.

При выпадении существенных компонентов природных факторов и при вмешательстве человека в ход явлений природы клещи не могут поддерживать существования в точке наших наблюдений, и последняя зоогеографически оказывается свободной от рассматриваемого вида клеща.

Каково же может быть происхождение зоогеографически чуждых нашей точке клещей? Возможно несколько вариаций причин.

1. Клещи могут присосаться к хозяевам в исходном пункте перегона (например, в низинах), оставаться сцепленными с хозяевами во все время перегона и быть обнаруженными на конечном пункте — на альпийских пастбищах. В таком случае обнаруженные клещи зоогеографически должны быть отнесены в месту нападения их на скот, а не к точке обнаружения на скоте.

2. Клещи могут нападать на скот в промежуточных пунктах перегона со всеми вытекающими из этого последствиями.

3. Клещи могут нападать на скот в месте пересечения транзитных путей, что может еще более разнообразить траектории заноса клещей в несвойственные для их обитания места.

Такая «переброска» клещей если и не ведет к конечному освоению ими для жизни нового пункта, то все же она может вести

к важным последствиям: за время сосания крови хозяина клещом последний может заразить первого пироплазмозом (подробнее см. Е. Павловский и Б. Померанцев, 1934).

Практическая значимость путей пассивной переброски клещей при хозяйственном воздействии человека велика. Из практики перегонов известны примеры, когда между исходной и конечной точками перегонов движение скота может происходить по двум маршрутам; если стада гонят по одному из них, животные приходят чистыми, а на другом маршруте на них нападают клещи.

Из этих примеров видно, как не просто разрешение такого основного вопроса, как определение численности данного вида (в нашем случае клещи) на исследуемой территории. Если крите-

Фиг. 7. Вид на Гиссарскую долину у совхоза под Гиссаром. Фото И. Галузо

рием определения численности служат сборы клещей на их хозяевах, то должна быть учитываема вся совокупность природных и хозяйственных факторов, определяющих возможность нападения клещей на скот и существования их в природных условиях точки наших наблюдений; короче говоря, должно быть определено конкретное значение «фактора хозяина» и «фактора среды».

В связи с изложенным должны рассматриваться и пути распространения вирусов (или возбудителей) болезней, по отношению к которым клещи играют роль специфических переносчиков (пироплазмозы и др.). Результаты переброски или завоза зараженных клещей должны быть в причинном порядке транспонированы к исходной точке получения инфекции самими клещами с обсуждением возможности наличия факторов, могущих обеспечить распространение нового вируса в месте завоза инфицированных клещей.

IV. Выработав и применив на практике методы хозяйственно-экологического исследования динамики клещей в свете очерченных выше установок, мы смогли приложить эти методы к проведению большой коллективной работы по изысканию мер профилактики

тейлериоза крупного рогатого скота в Гиссарской долине Таджикской ССР. Эти работы ведутся под моим руководством базой Академии Наук в Сталинабаде, имеющей Сектор паразитологии и зоологии Зоологического института Академии Наук (в заведывании автора) для организации экспедиционных и полустационарных исследований. В виду большой важности указанного вопроса для животноводства Таджикистана эти исследования строились по договорам с Наркомземом (Галузо с сотрудниками).

Тейлериоз пока все еще неизлечим. В виду отсутствия действенных лечебных средств и методов иммунизации скота остаются пути поисков способов профилактики этой болезни по линии борьбы с клещом-переносчиком.

Эта задача и стояла перед нами в Гиссарской долине, где привозной породистый скот в большинстве случаев погибал от тейлериоза, а местная порода скота была весьма мало производительна, в частности в молочном отношении.

Работы в Гиссарской долине были построены по комплексному типу.

Предстояло выяснить фауну клещей в долине и в горах, куда мог быть угоняем скот. Определение видового состава фауны не ограничивалось только констатацией тех или других видов клещей; одновременно производился количественный учет добываемого материала от всех диких животных и при осмотре отобранных для регулярного наблюдения голов скота. Полнота сбора материала обеспечивалась участием в отряде специалистов маммолога, орнитолога, герпетолога (Львова, Иванов, Чернов). Поимка всякого животного сопровождалась определением характера стаций его пребывания. Сбор материалов охватывал весь активный сезон года с весны и до начала зимы. В меньшем масштабе он продолжался круглый год.

Фиг. 8. Паразитологическая полевая лаборатория Таджикистанской базы Академии Наук в Гиссарском совхозе. Фото И. Галузо

В результате работ нашего отряда (Галузо, Лотоцкий и др.) и ранее производившихся исследований (М. Поспелова-Штром) установлена фауна клещей изучаемого района в составе 16 видов.

При рассмотрении связи клещей с их хозяевами установлено, что некоторые виды их являются исключительными или преимущественными паразитами крупного рогатого скота. Таковыми оказались

Hyalomma detritum, H. savignyi и *Boophilus calcaratus. H. marginatum* была находима на диких птицах, а *Haemaphysalis cholodkovskyi* паразитировал на пресмыкающихся, на немногих птицах и на некоторых домашних животных.

В отношении роли диких животных Гиссарского района установлено, что из 123 видов птиц (добытых в количестве около 1 000 экземпляров) 43 вида оказались носителями тех или других клещей, главным образом *Hyalomma marginatum.* Не найдено на птицах ни одного экземпляра клещей тех трех упомянутых выше видов, которые паразитировали только на скоте.

Млекопитающими Гиссарская долина заселена слабо. Удалось добыть 120 экземпляров, относящихся к 16 видам; из них 11 оказались клещеносителями, но опять-таки не тех трех видов, что живут за счет домашних животных.

Пресмыкающиеся дали также определенную картину. Из 300 экземпляров 15 видов хозяевами клещей были 7 видов, главным образом исконного паразита черепах — *Hyalomma aegyptium*, затем *Haemaphysalis cholodkovskyi* и др.

Сравнение биоценотических отношений иксодовых клещей к хозяевам в Гиссарской долине приводит к весьма показательным результатам выявления определенной связи некоторых видов клещей с некоторыми группами хозяев.

В связи со специальной установкой всего комплекса наших работ особый интерес привлекало паразитирование именно на скоте клещей *Boophilus calcaratus, Hyalomma detritum* и *H. savignyi.* Что первый из них является переносчиком южного пироплазмоза, это уже давно известно. Из остальных двух видов *H. detritum* с полным основанием считается переносчиком тейлериоза в СССР (Галузо, 1935); аналогичное значение *H. savignyi* недавно доказано в Ташкенте — Богородицким и в Ходженте — Галузо и Н. Матишкавили в Тбилиси.

Сопоставляя все эти данные, мы можем утверждать, что в процессе оборота названных клещей в природе Гиссарской долины связаны друг с другом лишь внешняя среда и крупный рогатый скот (в меньшей степени лошади и собаки). Вся остальная фауна — именно фауна диких животных — не имеет значения для существования в биоценозах Гиссарской долины ни *B. calcaratus* ни *H. detritum*.

Это заключение, основанное на изучении оборота клещей в природе и численности их при паразитировании на хозяевах, ведет к выводам практического характера: при построении системы мероприятий по борьбе с переносчиками тейлериоза в условиях Гиссарской долины и равнозначных ей по природным особенностям мест дикие животные могут быть игнорируемы как хозяева клещей, ибо *H. detritum* на них не обнаружены ни в одной фазе метаморфоза.

Отсюда другой вывод — центром борьбистских мероприятий при тейлериозе должен стать вид *Hyalomma detritum* во всех особенностях его соотношений с внешней средой и с его хозяевами, круг которых ограничивается, главным образом, крупным рогатым скотом и частично лошадьми и собаками.

Характер связи *H. detritum* с внешней средой подлежит специальному изучению на фоне стаций, используемых этим клещом. Были осуществлены детальные наблюдения над поведением напитавшихся и отпавших самок этих клещей в природе (Галузо). Ни норы млеко-

питающих, ни убежища пресмыкающихся, ни гнезда птиц не используются *H. detritum* для кладки яиц; последнее происходит в трещинах почвы известных стаций (фиг. 8), обеспечивающих потребный для развития яиц минимум микроклиматических факторов (Галузо, Львова).

Другой момент, характеризующий соотношения клещей и их хозяев, — это количество генераций клещей и календарь заклещевения скота, т. е. установление сроков пребывания разных фаз метаморфоза *H. detritum* на крупном рогатом скоте с количественным учетом обнаруживаемых паразитов. Эти наблюдения ведутся с точной регистрацией стаций, посещаемых скотом.

Для Гиссарской долины в результате весьма детальных исследований, о которых мы здесь можем говорить лишь в основных чертах, установлена приуроченность различных видов клещей к различным зонам долины и прилежащим отрогам гор. В связи с этим фауна клещей разбивается на три группы: а) специфические обитатели долины, б) специфические обитатели гор и в) клещи, обитающие и в горах и в долинах.

Специфическими долинными формами оказываются переносчики пироплазмоза и тейлериоза *B. calcaratus* и *H. detritum* (Б. Лотоцкий). Следовательно, посещение скотом долинных пастбищ влечет к нападению клещей-переносчиков на скот и в конечном счете к заражению скота тейлериозом. И обратно, ранний перевод скота на пастбища, биоценозу которых не свойственен вид *H. detritum*, обеспечивает сохранность скота от заболевания тейлериозом. Практический способ такого перегона скота в предгорья Гиссарского хребта в 1933 г. был с успехом осуществлен в начале организации цикла наших «гиссарских» работ Паразитологической станцией базы Академии Наук в Сталинабаде (Галузо и Беспалов, 1935).

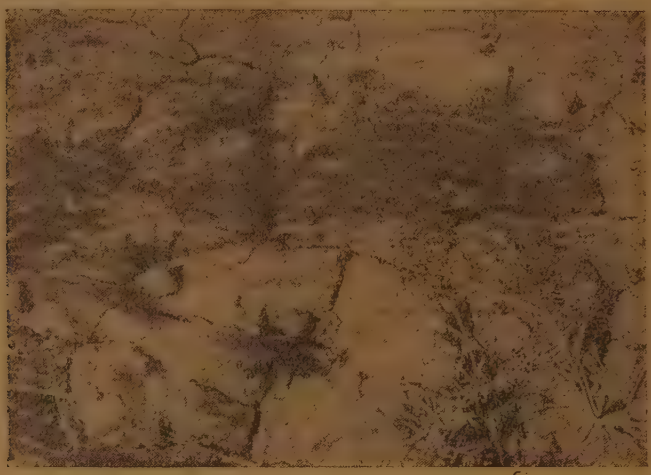
Все эти данные иллюстрируют возможность маневрирования группами скота на территории, эпизоотологическая значимость которой выявлена детальными биоценотическими исследованиями; целью маневрирования является избежание возможности нападения переносчиков на скот и заражения его тейлериозом.

Залогом успешности дела является также знание календарных сроков нападения переносчиков тейлериоза в фазах их метаморфоза на скот и длительность пребывания на хозяине, другими словами — календарь жизни клещей и сроки заклещевения их хозяев. При одной генерации *H. detritum* в году сезон заклещевения приходится на летние месяцы (июль — август), зимой же *H. detritum* держится на скоте в фазах личинок и нимф (Лотоцкий) (фиг. 9).

Этот факт имеет большое практическое значение. Если переносчики зимуют только на скоте, но не на каких-либо диких животных, то этим дается в руки мощная возможность уничтожения клещей, которые кумулируются на определенных хозяевах в холодном сезоне года. Зимовка клещей на скоте не являются редкой особенностью; в последние годы появляются новые и новые примеры подобного зимования и не только в таких относительно «северных» зонах, как широта Саратова, но и в самых южных частях Советского Союза (в частности в Туркмении). Такая своеобразная форма зимования является видовой адаптацией и не носит родового характера, так как в пределах одного и того же рода один вид зимует во внешней среде, а другой здесь же на скоте (например, *Ornithodorus papilli-*

pes и *O. lahorensis*). Значение роли домашних животных как коллекторов клещей на зимний период было нам ясно уже несколько лет тому назад, и в 1934 г. нами был выдвинут принцип зимней борьбы с клещами обработкой их на скоте «сухим» методом, т. е. газами или какими-либо порошкообразными веществами (Е. Н. Павловский, Б. И. Померанцев).

Так, и по отношению к *H. detritum* факт его зимования на скоте открывает новую возможность рентабельного его уничтожения и вводит новое оригинальное звено в систему мероприятий по профилактике тейлериоза.



Фиг. 9. Трещина в почве, где самки *Hyallomma detritum* откладывают яйца. Фото И. Галузо

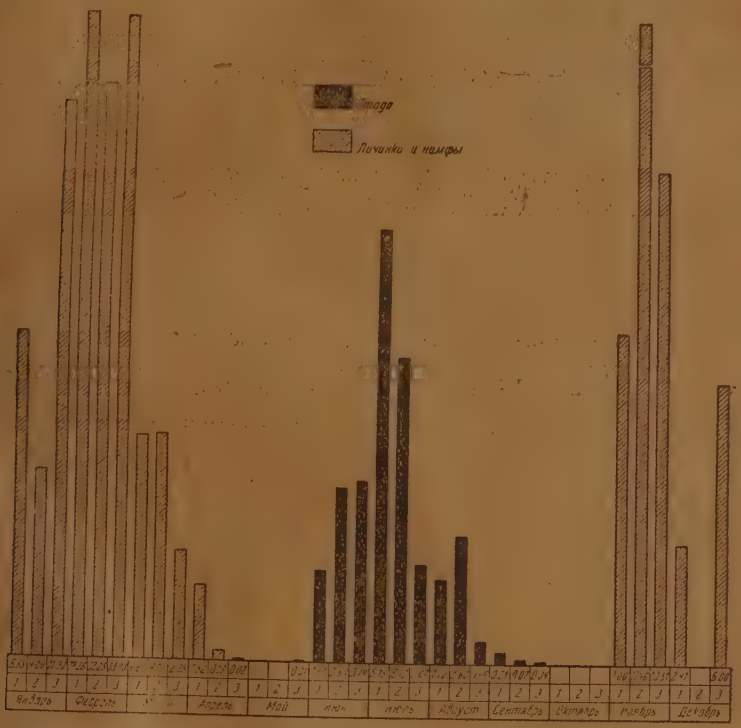
Практическая разработка зимних способов борьбы с клещами начата. Галузо, например, показана возможность применения керосиново-масляной смеси для смазывания заклещевелых мест покровов скота зимой.

Помимо нового принципа борьбы с клещами — именно во время их зимовки на домашних животных — остается возможность уничтожения *Hyalomma detritum* в сезон летнего заклещевения. Борьба в это время выгодна вдвойне, так как объектом воздействия является также *Boophilus calcaratus* — переносчик пироплазмоза крупного рогатого скота, ибо практически в местностях типа Гиссарской долины необходима одновременная борьба и против тейлериоза и против пироплазмоза скота.

Возможность проделывания *Hyalomma detritum* метаморфоза в «хозяйственной» стации под лепешками коровьего помета, прилепливаемыми к дувалам и стенам коровников (заготовка помета на топливо), что было установлено мною в 1928 г. в прилежащих к Сталинабаду кишлаках, чревата последствиями, ибо возможны внутристойловые заражения скота тейлериозом. Поэтому в цикле

противоклещевых работ должна найти себе место задача уничтожения клещей на территории хозяйства, где содержится скот.

Кроме прямых способов уничтожения клещей в цикле противотейлериозных и противопироплазмозных работ видное место занимают и косвенные способы их уничтожения, основываемые на экологических наблюдениях и опытах над поведением клещей в свободном состоянии и над способностью их к голоданию. Практически дело сводится к применению уже давно установленного принципа смены пастбищ или выключения участков пастбищ на известный срок. Конкретные данные изучения экологических и биоценологических



Фиг. 10. Динамика заклещевения крупного рогатого скота взрослыми (черные полосы) нимфами и личинками (исчерченные полосы) *Hyalomma detritum* в Гиссарской долине. Б. Лотоцкий

особенностей и календаря жизни *Hyalomma detritum* в условиях Гиссарской долины дают основу для установления сроков и порядка перегонов скота с тем, чтобы клещи выморились голодом во время пребывания их во внешней среде.

Все указанные выше работы являются частями одного комплекса (который охарактеризован в главнейших чертах); многочисленность вопросов, подлежащих разрешению, ведет к необходимости средоточия всех этих работ в одном районе, каковым и послужила для нас Гиссарская долина. Но некоторые формы исследований распро-

странены на всю территорию Таджикистана. Таковы работа Таджикской базы Академии Наук и Ветеринарной бактериологической лаборатории в Сталинабаде над состоянием карты географического распространения клещей в Таджикистане и выявлением районов, неблагополучных, угрожаемых и безопасных в отношении пироплазмозов (Лотоцкий). В сочетании с гиссарскими биоценологическими исследованиями эти работы дадут возможность обеспечить безопасный прогон ввозимого скота и его размещение в Таджикистане.

Так, биоценологические исследования, концентрирующие внимание на объектах «ведущего» значения, открывают новые биологически обоснованные пути в профилактике паразитарных болезней животных, бороться с частью которых лечебная ветеринария пока не в силах.

Мы ограничились разбором одного частного примера, но паразитология дает много других образцов тесной зависимости ее интересов от целеустремленного приложения приспособленных к ее потребностям методов биоценологии и экологии на базе единства теории и практики.

Отдел паразитологии ЗИН.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Вопросы ветеринарной паразитологии в Южном Таджикистане. Труды Таджикской базы Академии Наук под ред. Е. Н. Павловского (приготовлены к печати).

[2] Вредители животноводства. Работы по переносчикам пироплазмозов и эктопаразитам. Под ред. Е. Н. Павловского. Академия Наук СССР. Биологическая ассоциация, 1935 (работы Е. Павловского, Б. Померанцева, Д. Благовещенского, Н. Олсуфьева, Н. Алфеева и др.).

[3] Вредители сельскохозяйственных животных и борьба с ними. По материалам паразитологической экспедиции в Северном Казакстане, 1932. Под ред. Е. Н. Павловского. Академия Наук СССР. Совет по изучению природных ресурсов (СОПС). Серия Казакская, вып. 4, 1935 (работы Е. Павловского, Д. Благовещенского, Н. Алфеева, П. Петрова, И. Галузо и др.).

[4] Материалы по вредителям животноводства и фауне Южного Казакстана. Труды Казакского филиала Академии Наук под ред. Е. Павловского (работы Благовещенского, Павловского и др.), т. II, 1937.

[5] Материалы по паразитологии и фауна Южного Таджикистана. Академия Наук СССР. Таджикская комплексная экспедиция 1932 г. и Наркомздрав Таджикской ССР, вып. X, Труды экспедиций 1935 г. (работы М. Поспеловой-Штром).

[6] Проф. Е. Н. Павловский, Методы учета наружных паразитов переносчиков и возбудителей заразных болезней домашних животных, Всесоюзная академия им. В. И. Ленина, 1931.

[7] Е. Павловский, Млекопитающие как вредители животноводства и здоровья человека; в: Виноградов, Павловский и Флеров, Звери Таджикистана. Труды Таджикской базы Академии Наук, т. I, под ред. Е. Н. Павловского, 1935.

[8] Профессору Евгению Никаноровичу Павловскому к двадцатипятилетию научной деятельности 1909—1934 гг., т. V. Зоология и паразитология. Академия Наук СССР. Труды Таджикской базы, 1935 (под ред. А. А. Штакельберга). (Работы Галузо, Беспалова, Четаева, М. Поспеловой-Штром и др.).

E. N. PAVLOVSKY. BIOCENOLOGICAL STUDIES AS APPLIED TO PARASITOLOGICAL PROBLEMS

SUMMARY

1. The organism of an animal is inhabited by different internal and external parasites. The entire totality of these dwellers of a living being, i. e. its entire parasitic population, forms what may be named a parasitocenose. The hosts of the corresponding parasitocenose themselves, enter into the composition of the «open» biocenose in the usual acceptation of this term.

The greater part of the members of parasitocenoses in different stages of the life cycle are components of the open biocenose of their hosts.

2. Biocenotic connections naturally spread also to the parasitic components of the biocenose; in the correlations of the parasites with their hosts, the moments which stand out particularly are those of the parasites nutrition and the nature of their contact with the host.

The trophic connections and the forms of contact of the hosts with their parasites and transmitters determine the ways of circulation of the virus in the biocenose, this phenomenon determining one of the forms of the biocenotic correlations.

3. It is usual in ecology to study, as far as possible, the entire multiplicity of the reciprocal connections of the animal and vegetable biocenose in their correlation to the inert nature of the biotope.

At the same time another principle will be appropriate here: the studying of the mutual connections as regards the «leading» co-member of the biocenosis, with an evolution of the peculiarities of its ecology and of its importance for man. The notion «leading» co-member of the biocenosis is a conventional one, and depends on the special objects of the given investigation. As a concrete illustration we will present the scheme of the biocenotic investigations carried out in the Gissar valley (Tadjikistan), furnishing a biological basis for the struggle against teileriose and pyroplasmose of cattle. The problem has been to withdraw from the composition of the biocenose in the valley (i. e. to destroy) ticks, the specific transmitters of the above named diseases: *Hyalomma detritum* in teileriose and *Boophi'us calcaratus* in pyroplasmose.

4. The method we have elaborated of an economico-ecological evolution of ticks enables us to determine the character of their fluctuation in numbers on cattle and to expose the season when the latter is infected by the ticks, in connection with natural conditions and with regimen of cattle keeping established by man. The simultaneous investigation of all the potential hosts of ticks among wild animals made upon the stations utilized by cattle enables us to expose the cycle of the actual hosts for different phases of the tick metamorphosis, and to determine the character and the direction of the life cycle of ticks in nature. As regards the transmitters of tayleriose their parasitism has been shown only on domestic animals and by their wintering upon cattle in the conditions of Southern Tadjikistan. These circumstances allow a concentration of immediate measures for the destruction of ticks upon the cattle itself and bring forward a new principle of fighting the ticks by means of destroying those that winter upon the cattle.

5. In the same manner, as regards also human maladies, in the spread of whose originators transmitting agents participate, a study of the biocenotic mutual connections of the transmitter with the source of infection and with the organism being infected, and the establishing of the indirect means of circulation of the morbific virus, all this furnishes a solid biological basis for a radical struggle with such diseases as relapsing (tick) typhoid, papatatshi fever, malaria, tularemia and many others.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Б. И. ПОМЕРАНЦЕВ

О ПАРАЗИТИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЯХ У *IXODOIDEA (ACARINA)*

Наряду с другими исследователями (Nuttall, 1911; Neumann, 1911; Sharif, 1928, 1934; Schulze, 1935, 1936) к изучению паразитических адаптаций у иксодовых клещей я подошел в связи с работами по морфологии и систематике *Ixodoidea*.

В своей последней работе 1936), посвященной анализу морфологических признаков рода *Rhipicephalus* и отношению его к другим родам *Ixodidae*, я показал, что признаки, полагавшиеся ранее в основу надродовых группировок, не являются надежными, вследствие их вариирования и циклической повторяемости в различных группах. Последнее обстоятельство послужило причиной построения различными авторами большого числа формальных классификаций *Ixodoidea*.

В качестве предварительного итога упомянутого исследования мною была предложена новая классификация семейства *Ixodidae* с подразделением последнего на четыре подсемейства: *Ixodinae*, *Haemaphysalinae*, *Margaropinae* и *Rhipicephalinae*; подсемейство *Rhipicephalinae* подразделялось дополнительно на две трибы: *Amblyommatini* и *Rhipicephalini*.

Дальнейшее изучение хитинового скелета у *Ixodoidea*, наружных половых придатков (apron), а также хетотаксии анального клапана в отношении с другими признаками дало основание для сближения подсемейства *Haemaphysalinae* и *Margaropinae* и слияния их в одно подсемейство в качестве триб.

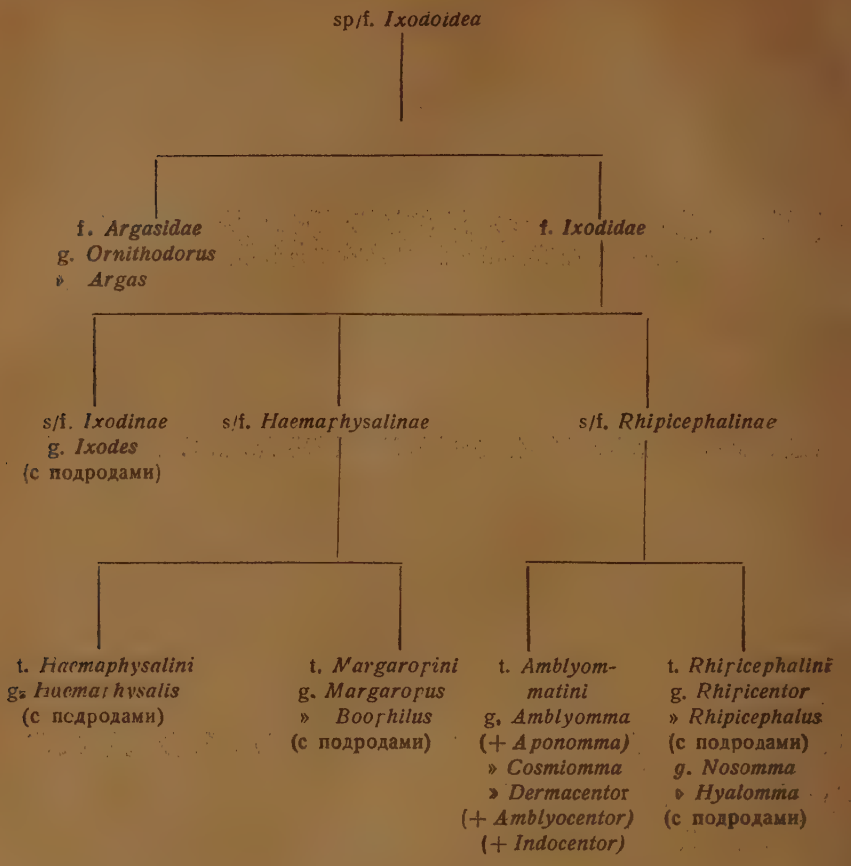
Кроме того, последующий анализ подсемейства *Rhipicephalinae* вызвал необходимость переноса рода *Rhipicentor* из трибы *Amblyommatini* в трибу *Rhipicephalini*.

После внесения указанных изменений классификации *Ixodoidea* представляется в следующем виде (см. схему на стр. 1424).

В качестве дополнения мы приводим графическое изображение родственных отношений между отдельными группами и родами *Ixodoidea* в виде прилагаемой схемы (фиг. 1)[1].

Присматриваясь к приводимым схемам классификации и родственных отношений у *Ixodoidea*, нетрудно проследить широко распространенное в животном и растительном мире явление параллель-

[1] Вопрос о положении в системе рода *Nuttalliella* Bedf., в виду недостаточной его изученности в морфологическом отношении, остается открытым.

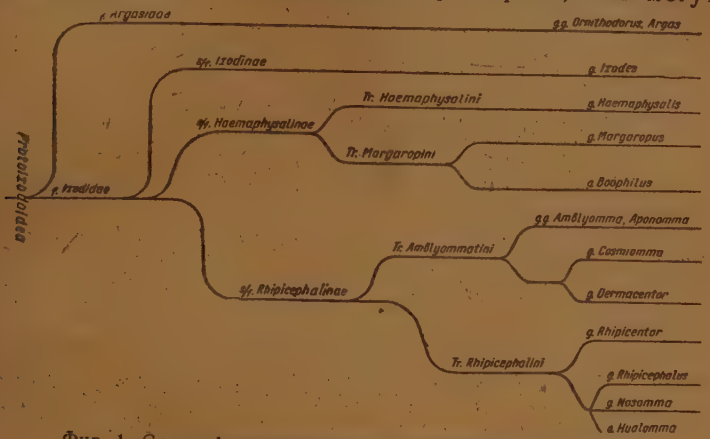


ных морфологических рядов, устанавливаемое в данном случае на примере многочисленных структурных образований хитинового скелета: наличии или отсутствии глаз, анальной борозды, вентральных пластинок, каудальных аппендиксов, формы basis capitulum, формы пальп, гипостома, перитрем, дорзальных щитков, микроструктуры (пунктировка), характера пигментации, строения кокс, тарзальных присосок, общей формы тела и др.

Наличие параллельной изменчивости указанных признаков, допускающих в ряде случаев их адаптивную трактовку, позволяет подойти к выяснению основных направлений эволюционного процесса в связи с паразитической природой *Ixodoidea*.

Как известно, специфизм *Ixodoidea* выражен за немногими исключениями очень слабо. Так, сравнительно редко хозяевами для какого-либо вида клеща служат близкие виды или родственно близкие группы животных [*Hyalomma aegyptium* L., паразитирующий на черепахах *Testudo, Rhipicephalus sanguineus* Latr. и *Rh. leachi* (Aud.) — паразиты собак и близких к ним видов *Canidae*]. Значительно чаще наблюдается связь отдельных видов клещей с животными, обладающими

сходными биологическими свойствами (Nuttall, 1911) или сходной морфофизиологической конституцией. Можно говорить о категориях клещей — паразитов, главным образом, крупных бродячих животных, паразитов норовых животных или в той или иной мере связанных с норами, логовами, гнездами в различные периоды своей жизни; паразитов, преимущественно млекопитающих, птиц или рептилий. Кроме того, относясь к категории временных эктопаразитов, клещи *Ixodoidea* большую часть жизни ведут себя, как свободно живущие членистоногие; будучи вследствие этого непосредственно связанными с физико-географическими факторами, они могут быть



Фиг. 1. Схема филогенетических отношений у *Ixodoidea*

сгруппированы и по этому признаку на обитателей лесов, степей, пустынь и т. д.

Суммирование данных по составу хозяев показывает, что на первом месте в качестве хозяев для *Ixodoidea* стоят млекопитающие (начиная с *Monotremata*), на втором — рептилии (*Lacertilia, Ophidia, Chelonia*), третье место занимают различные группы птиц, и единичные находки относятся к амфибиям (*Ecaudata, Bufonidae*)[1].

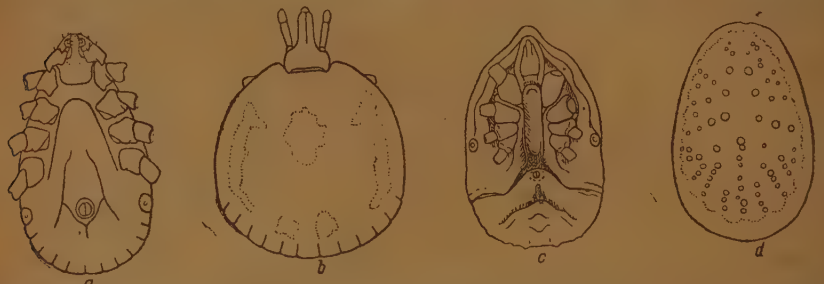
Факт статистического преобладания млекопитающих в качестве хозяев иксодовых клещей, а также глубокая биологическая связь их с эндоглобулярными *Protozoa* млекопитающих послужили для Д. Н. Засухина (1935) поводом считать млекопитающих первичными хозяевами *Ixodoidea*.

Вопросами филогении *Ixodoidea* на основании изучения ископаемых паукообразных в последние годы занимается проф. P. Schulze (1932, 1935). Не поднимая здесь вопроса о происхождении *Ixodoidea*, я упоминаю об этой группе работ потому, что некоторые из них непосредственно касаются темы настоящего исследования. Сближая клещей с вымершим ископаемым отрядом *Anthracomarti*, представители которого жили в девоне и карбоне, проф. Schulze приходит к выводу, что надсемейство *Ixodoidea* относится к одной из древ-

[1] Единичные находки клещей *Ixodoidea* известны также и с беспозвоночных (насекомые, моллюски), однако такого рода факты относятся к категории случайностей.

нейших групп *Arachnoidea*. Приняв это положение за основу, P. Schulze критикует выводы Засухина относительно связи филогении *Ixodoidea* с млекопитающими, утверждая что *Ixodoidea* существовали уже задолго до появления млекопитающих на жизненной арене; далее, основываясь отчасти на данных современного состава хозяев для представителей некоторых родов *Ixodoidea* (*Amblyomma*, *Aponomma*), он настаивает на том, что первичными хозяевами для *Ixodoidea* должны были быть рептилии, в то время как переход на теплокровных относится уже к последующим периодам. Формирование семейства *Argasidae*, по мнению P. Schulze, происходило при непосредственном участии птиц, а для *Ixodidae* было выгоднее перейти на млекопитающих вследствие больших шансов контакта клещей с хозяином.

Решение вопроса о первичных хозяевах *Ixodoidea*, поскольку речь идет о временных паразитах, должно осуществляться одновременно с вопросом о первичной обстановке, в которой обитали примитив-



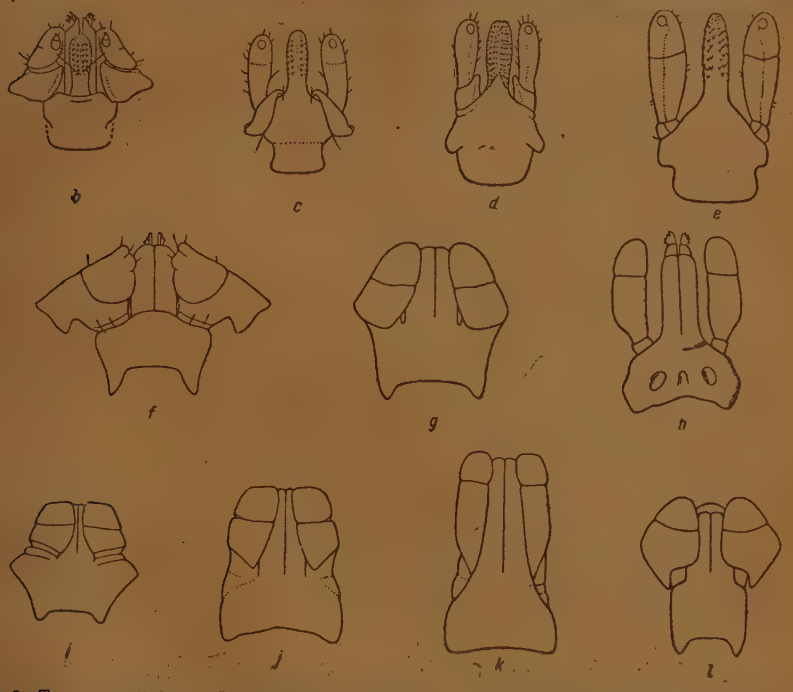
Фиг. 2. Форма тела у *Ixodoidea*: *a* — *Haemaphysalis spinigera* var. *novae* — *guineae* Nutt. a. Warb., нимфа (по Nuttall). *b* — *Aponomma gervaisi* Lucas, ♂ (по Krijgsman e. Ponto), *Argasidae*: *c* — *Ornithodorus coriaceus* Koch, ♂ (по Nuttall a. Warburton). *d* — *Argas persicus* (Окен), нимфа 2 (по Nuttall)

ные *Ixodoidea*. Естественно, что здесь мы должны встать на путь чисто гипотетических предположений.

Исходя из современного распространения представителей н/сем. *Ixodoidea*, максимальное многообразие родов и видов коего сосредоточено в тропическом и подтропическом поясах, а также их экологических свойств, как термофильных и в общем гидрофильных животных, мы с большой вероятностью можем считать их первоначальными стациями обитания теплые влажные леса или во всяком случае какие-то влажные заросли. Одним из доводов в пользу такого предположения является, как мне кажется, первичное наличие у *Ixodoidea* хорошо развитых тарзальных присосок, которые могли быть необходимы не только для нападения на хозяев, но и для передвижения по гладкой поверхности растений.

В отличие от проф. P. Schulze я считаю, что формирование *Ixodoidea* шло применительно не к рептилиям и не к птицам, а к млекопитающим. Только этим можно объяснить основные черты строения наружного скелета, выработанные применительно к успешному продвижению в волосяных покровах млекопитающих. Такого рода «обтекаемая» форма тела является исходной в обоих семействах *Ixodoidea* и во всех подсемействах *Ixodidae* (фиг. 2, 3).

При переходе предков *Ixodoidea* на млекопитающих выработка «обтекаемых» очертаний тела пошла двумя различными путями. Ветвь, давшая начало семейству *Ixodidae*, специализировалась при сохранении прогнатического положения capitulum, что повлекло за собой деформацию basis capitulum и пальп применительно к созданию «обтекаемой» формы передней части тела. Специализация пальп у *Ixodidae* выразилась в редукции четвертого членика и заключении его в особую выемку, а также в образовании внутренних боковых желобов, позволяющих пальпам охватывать основную часть хоботка со всех сторон, подобно створкам футляра. Такое видоизменение пальп было вызвано необходимостью предотвращения заклинивания волос



Фиг. 3. Типы capitulum у *Ixodoidea: Argasidae—a—Ornithodorus moubata* (Murray), ♀, (по Nuttall); *Ixodidae* s/f. *Ixodinae; b — Ixodes australiensis* Neum, ♀, (по Nuttall); *c — Ixodes nuttalli* Lahille, нимфа (по Nuttall); *d — Ixodes auritulus* Neum, ♀, (по Nuttall); *e — Ixodes nuttalli* Lahille, ♀ (по Nuttall); s/f. *Haemaphysalinae: f) Haemaphysalis leachi* (Audouin), ♂ (по Neuman); *g — Haemaphysalis otophila* . Sch., ♂; *h — Haemaphysalis warburtoni* Nuttall, ♀ (по Nuttall); s/f. *Rhipicephalinae: i — Rhipicephalus bursa* Can. e. Fanz., ♂ (по Оленеву); *H valomma diomedarii* Koch, ♂ (по Померанцеву); к) *Amblyomma humerale* Koch, ♀ (по Robinson); *l — Dermacentor* (*Dermacentorites*) *pictus* Germ., ♂ (по Оленеву)

хозяина между отдельными частями хоботка. С этой точки зрения особенно совершенными являются пальпы *Haemaphysalis concinna*, где передние выросты III члеников защищают основную часть хоботка не только с боков, но и спереди. Для успешного

раздвигания шерсти хозяина весь хоботок в целом принимает форму, приближающуюся к треугольнику (фиг. 3, *b*, *f*, *i*), причем в создании этих свойств участвуют в большей мере или basis capituli (*Rhipicephalus*, *Boophilus*, фиг. 3, *i*) или пальпы (*Haemaphysalis*, *Ixodes*, фиг. 3, *b*, *f*), в последнем случае эффект достигался за счет различных члеников пальп: у *Ixodes* (фиг. 3, *b*) происходит необычайное разрастание 1-го членика вплоть до полной потери подвижности, в то время как у *Haemaphysalis* сходный эффект достигается за счет разрастания 2-го членика.

Печать специализации применительно к волосяным покровам несут у *Ixodidae* и ноги. Разрастание шипов на коксах и отчасти на вертлугах с их направленными назад вершинами вероятно помогает клещу удерживаться в шерсти животного благодаря заклиниванию волосков между шипами (особенно 1 кокс).

Иными путями шло формирование семейства *Argasidae*. Здесь, в противоположность семейству *Ixodidae*, capitulum сохранил примитивное строение с неспециализированными ногообразными пальпами, но весь в целом переместился на брюшную сторону, что сопровождалось образованием так называемого камеростома. Таким образом «обтекаемая» форма тела у *Argasidae* достигалась за счет общей деформации всего наружного скелета, сопровождавшейся редукцией дорзального щитка[1]. Этим путем *Argasidae* достигли сравнительно неплохого эффекта «обтекаемости», однако указанные преобразования, связанные с перемещением хоботка, имели отрицательные последствия, подорвав основные бронирующие свойства хитинового скелета. Последнее обстоятельство послужило одной из причин, определивших дальнейший путь эволюции *Argasidae* — в направлении приспособления к биотипам и животным, ведущим в той или иной мере скрытый образ жизни (что впоследствии позволило тем не менее многим представителям семейства вместе с хозяевами выйти в степные и пустынные ландшафты).

Обращаясь к приводимым иллюстрациям, мы можем видеть различные формы capitulum, часть которых может считаться более специализированной (фиг. 3, *b*, *f*, *i*), другие, напротив, сравнительно примитивными (фиг. 3, *a*, *e*, *h*, *k*). Однако, как это видно из построенных рядов, необходимо строго различать первичную примитивность, наблюдающуюся у *Argasidae* (фиг. 3, *a*), от вторичного чисто внешнего упрощения, встречающегося во всех подсемействах *Ixodidae* (фиг. 3, *e*, *h*, *k*).

Согласно взглядам Sharif (1928) нарушение способности к свободному раздвиганию пальп у короткохоботных форм *Ixodidae*, вызванное образованием различных боковых выростов, срастанием члеников и т. п., компенсирует функциональный недостаток короткого, слабо зазубренного гипостома, способствуя более прочному закреплению клеща на коже хозяина. Такое объяснение кажется мне недостаточным. Указанные образования, вызванные условиями паразитирования в волосяных покровах, мало способствовали нормальному функционированию хоботка; напротив, они могли только препятствовать прочной фиксации на коже и при известных условиях приводили к вторичным упрощениям элементов capitulum.

[1] Рудиментом дорзального щитка у *Argasidae* является дорзальная пластинка личинок представителей рода *Argas*.

Эти вторичные упрощения (фиг. 3) были связаны с переходом отдельных групп *Ixodidae* от закономерного паразитирования на мелких млекопитающих, обладающих густой шерстью, к паразитированию на крупных млекопитающих с толстой кожей и более редкой шерстью, а также на птиц и рептилий. Изменения, вызываемые сменой хозяев в указанном направлении, сводятся у клещей *Ixodidae* к удлинению отдельных частей хоботка (гипостома пальп) и редукции различных выростов пальп и basis capitulum, принимающих участие в создании «обтекаемых» очертаний. Наиболее резкие изменения всей морфологической конституции происходят при переходе клещей с млекопитающих на птиц и особенно рептилий, вовсе лишенных волосяного покрова. Здесь изменения охватывают не только хоботок; происходит редукция зубцов на коксах, изменяется форма тела от продолговато-овальной к более округленной и даже дисковидной [некоторые *Amblyomma*, все виды *Aponomma* (фиг. 2, *b*)]. Такого рода изменения могут касаться только одной какой-либо стадии развития, как это имеет место у *Hyalomma marginatum* Koch., дисковидные нимфы которого паразитируют на птицах. Не менее характерные примеры изменения формы тела в связи со сменой хозяев дают нам представители семейства *Argasidae*; виды рода *Ornithodorus* (фиг. 2, *c*), среди которых преобладают паразиты млекопитающих, имеют обычно клювообразно заостренную переднюю часть продолговатого тела, способствующую успешному продвижению в волосяных покровах; к этому следует прибавить своеобразное строение краевого хитина, который у голодных клещей загибается на дорзальную сторону и тем самым еще больше сужает тело с боков. У представителей рода *Argas*, виды которого являются, главным образом, паразитами птиц, тело принимает эллипсоидную или дисковидную форму (фиг. 2, *d*); край его теряет способность загибаться на дорзальную сторону и преобразуется в уплотненный так называемый «краевой рант»; наблюдается, кроме того, частичная редукция камеростома.

В отдельных случаях у *Ixodoidea* могли происходить изменения в направлении, обратном вышеописанным. Как я уже имел случай отметить (1936), вторичное укорочение capitulum произошло у *Nosomma* и *Dermacentor*, что между прочим послужило поводом M. Sharif (1934) для необоснованного сближения этих двух родов в его филогенетической схеме. Вероятно при формировании этих двух родов имел место временный переход их предков с животных крупных, лишенных густого волосяного покрова, на мелких млекопитающих с густым мехом. У видов рода *Dermacentor* предполагаемая смена хозяев вызвала укорочение хоботка у imago, причем у подрода *Dermacentorites* Ol. вторично возникают пальпы типа *Haemaphysalis* (фиг. 3, *l*).

После краткого рассмотрения условий формирования *Ixodoidea*, в связи с переходом их предков к паразитированию на млекопитающих, а также последующих изменений, связанных со сменой хозяев, я хочу коснуться основных типов паразитизма у *Ixodoidea* с попыткой установления преемственных связей.

Проф. Nuttall, большой заслугой которого является констатирование и классифицирование основных типов паразитизма, подразделял всех *Ixodoidea* на 4 основные группы: 1) многохозяйные клещи (семейство *Argasidae*); 2) треххозяйные; 3) двухххозяйные

и 4) однохозяйные. Группа 1-я подразделена Nuttall дополнительно на 3 группы подчиненного значения (группа 1-я: *Argas persicus*, *A. reflexus* и *A. vespertilionis*; группа 2-я: *Ornithodorus moubata* и *O. savignyi*; группа 3-я: *O. megnini*). Установив основные типы паразитизма у *Ixodoidea* и пытаясь объяснить их с точки зрения исторической последовательности, Nuttall считает многохозяйный цикл *Argasidae*, сформированный применительно к животным, связанным в своем образе жизни с норами, логовами или гнездами, за наиболее примитивный, в то время как циклы, характерные для *Ixodidae* (трех-, двух- и однохозяйный), он принимает за позднейший результат специализации применительно к бродячим хозяевам. Наиболее совершенным он считал цикл однохозяйный, являющий собой переход к стойкому паразитизму, наилучшим образом обеспечивающему сохранение вида. Эта точка зрения нашла свое отражение и в разработанной его сотрудником Warburton классификации *Ixodoidea*, в которой однохозяйный род *Boophilus* выводится от частично двуххозяйного рода *Rhipicephalus*. Проф. Schulze в одной из своих последних работ (1936), оспаривая взгляды Nuttall, считает вполне справедливо характер паразитирования *Argasidae* результатом вторичного приспособления к норовым и гнездующим животным, с чем он особенно связывает редукцию присосок у нимф и imago.

Фиг. 4. Строение гипостомов у ♂♂ *Ixodes*: *a* — *Ixodes coxaefurcatus* Neum, ♂ (по Nuttall); *b* — *Ixodes vespertilionis* Koch, ♂; *c* — *Ixodes apronophorus* P. Sch, ♂; *d* — *Ixodes persulcatus* P. Sch., ♂

Занимаясь изучением рода *Ixodes*, Nuttall пришел к очень важному заключению, что у видов, паразитирующих на бродячих хозяевах, на животных нападают как самки, так и самцы, причем копуляция у многих видов осуществляется на хозяине, в то время как у форм, паразитирующих на животных, ведущих скрытый образ жизни или так или иначе связанных в своем образе жизни с норами или гнездами, на животных паразитируют только ♀♀, тогда как самцы на хозяевах часто совсем не встречаются, и копуляция протекает в гнезде хозяина. Сопоставляя с указанными свойствами клещей строение ротовых органов, он отметил, что у видов, паразитирующих на бродячих хозяевах, орган фиксации гипостом ♂♂, как и у самок, вооружен зубцами (фиг. 4, *d*), тогда как у видов «стационарноноровых» зубцы на гипостоме развиты слабо или совсем не развиты. В прямой зависимости от степени вооружений гипостома находится развитие тарзальных присосок.

Изучением тарзальных присосок в дальнейшем специально занимался Senevet (1920). Он также обратил внимание на то, что у некоторых видов клещей присоски передних ног развиты значительно сильнее, чем на остальных ногах, что связано со способом нападения клещей на хозяев. Клещи этой группы обычно вползают

на растения и, выставив передние ноги вперед, ожидают проходящего мимо хозяина.

Я думаю, что с этим же связана полная редукция глаз у тех родов, виды которых во всех стадиях развития имеют резко выраженное неравенство тарзальных присосок. Компенсаторное усиление передних присосок, сопровождавшееся утерей глаз, возникало в условиях развития пассивных способов нападения на хозяина. Такая манера нападения могла выработаться, главным образом, в условиях леса или вообще густых зарослей, при почти полном отсутствии падающих теней от проходящих животных и где необходимость в органах, реагирующих на свет, более или менее отпадает. Эти свойства вырабатывались в двух наиболее примитивных подсемействах *Ixodinae* (род *Ixodes*) и *Haemaphysalinae* (род *Haemaphysalis*), совершенно независимы друг от друга[1].

На основании высказанных положений, из числа современных форм рода *Ixodes* наиболее примитивными по своему образу жизни должны считаться виды группы *I. loricatus* Neum., обитающие в девственных лесах Бразилии. У ♂♂ этих видов сохранился совершенно идентичный с ♀♀ гипостом (фиг. 4, *a*), свидетельствующий о том, что и у рода *Ixodes* первоначально самцы, наряду с самками паразитировали на животных. Таким образом, приспособление к «стационарно-норовому» образу жизни и у *Ixodidae* следует считать, несомненно, вторичным, возникшим в связи с изменениями в организации клещей (редукция глаз), которые появлялись в период обитания в лесной обстановке.

При переходе к скрытому образу жизни орган фиксации — гипостом — подвергался редукции различной степени интенсивности, вплоть до полной утраты способности к закреплению на хозяине (фиг. 4, *b*). Те виды, самцы которых не полностью утратили вооружение ротовых органов (фиг. 4, *c*), при известных условиях смогли вновь развить вооружение, о чем можно судить по неправильно разраставшимся зубцам после предварительного процесса редукции (фиг. 4, *d*).

Как показывают морфологические исследования, большинство видов рода *Ixodes*, паразитирующих в настоящее время на крупных бродячих животных (*Ixodes ricinus, I. scapularis, I. persulcatus, I. pilosus, I. schillingsi, I. rasus* и др.), прошли через фазу приспособления к мелким стационарно-логовищным животным. Эти явления получили отражение и в их современном образе жизни. Личинки и нимфы их попрежнему сохранили склонность к паразитированию на мелких животных, в то время как взрослые нападают преимущественно на крупных бродячих хозяев. Здесь уже в известной мере можно говорить о явлении промежуточных хозяев, которое, как мне кажется, имело веские предпосылки к своему возникновению в условиях развития степных формаций и в связи с развитием годового климатического ритма. В период вегетации степной растительности пустынно-степные пространства наводнялись стадами крупных животных. Клещи, которые паразитировали ранее на степных роющих животных, получали новые возможности к своему процветанию и расселению путем перехода половозрелой стадии на крупных бродячих животных.

Насколько можно судить, в связи с расселением *Ixodidae* в уме-

[1] M. Sharif (1934), на основании отсутствия глаз у *Ixodes* и *Haemaphysalis* выводит эти два рода от одного корня.

ренные широты этим путем следовали все треххозяйные формы *Ixodidae*, имевшие своей первоначальной средой обитания лесные формации; но только у рода *Ixodes* пройденный путь получил относительно более четкое отражение не только в биологических свойствах, но и в морфологическом строении.

До сих пор речь шла о «примитивно-лесных» формах *Ixodidae* и их дальнейших преобразованиях в связи с более или менее длительным переходом к скрытому образу жизни. Между тем возникновение настоящего «степного направления» в эволюции *Ixodidae* началось на сравнительно ранних стадиях формирования семейства. Оно возникает в подсемействе *Haemaphysalinae*, выступая в качестве комплекса форм, объединяемых мною в трибу *Margaropini* и независимо повторяется в подсемействе *Rhipicephalinae* (триба *Rhipicephalini*).

Указанные группы клещей, насколько можно судить по современному составу хозяев, филогенетически тесно были связаны с копытными и другими крупными млекопитающими кочующего типа. Анализ строения наружного скелета в пределах семейства *Ixodidae* показывает, что отдельные виды или целые группы (роды, трибы) клещей, связанные с крупными бродячими животными, характеризуются комплексом аналогичных образований. К таковым относятся: околоанальные пластинки *Boophilus, Cosmiomma, Rhipicephalus, Nosomma* и *Hyalomma*; сильно увеличенные четвертые коксы *Dermacentor* и утолщенные отдельные членики ног у *Margaropus*.

До последнего времени указанные образования расценивались как вторичные половые признаки и обычно применялись в качестве существенных таксономических признаков. В своих позднейших работах проф. Schulze (1935, 1936) по поводу вентральных пластинок высказывает последовательно два различных взгляда: согласно первому, вентральные склериты парнощитковых *Ixodidae* являются рудиментами колулятивных придатков, имевших функциональное значение у предков *Ixodoidea*. Несколько позже P. Schulze приходит к гомологизации околоанальных пластинок с паутинными бородавками пауков. Высказанные взгляды имеют то общее сходство, что в обоих околоанальным пластинкам рецентных *Ixodidae* не придается функционального значения. Что же касается разрастания ног у *Margaropus* и кокс у *Dermatocentor*, то Schulze, наряду со специализированными типами capitulum некоторых представителей родов *Ixodes* и *Haemaphysalis*, относит это к явлению переразвития, связанного с угасанием соответствующих групп.

Околоанальные пластинки парнощитковых клещей следует производить от первичного хитинового панцыря, покрывавшего у предков *Ixodoidea* всю вентральную поверхность тела, подобно тому, как это наблюдается у ♂ современного *Haemaphysalis* (*Allocerea*) *inermis* Bir. Прогрессивное увеличение половой продуктивности ♀♀ *Ixodidae* вызывало необходимость компенсаторного увеличения половой продуктивности ♂♂ и соответственного увеличения объема тела. Последнее обстоятельство повлекло за собой распад первичного хитинового панцыря самца на отдельные склериты. Промежутки между склеритами, состоящие из тонкого растяжимого хитина давали возможность расширения объема наружного скелета при всасывании крови, а в дальнейшем и при созревании семенников.

Редукция первичного панцыря у комплекса *Metastriata* протекала

двумя принципиально отличными путями. В первом случае освобождение вентральной поверхности от твердого хитина происходило в области прикрепления дорзовентральной мускулатуры и приводило к возникновению парнощитковости (*Boophilus, Cosmiomma, Rhipicephalus, Vosomma, Hyalomma*). Во втором случае редукция панцыря возникала на участках, лежащих между линиями прикрепления дорзовентральной мускулатуры, и приводила в конечном счете к сплошному освобождению вентральной поверхности от плотного хитина (*Haemaphysalis, Amblyomma, Aponomma, Dermacentor, Rhipicentor*). Отражение процесса второго рода мы усматриваем в сохранившихся нечетных рудиментарных бляшках (plaque) *Amblyomma* и аналогичных образованиях у самцов некоторых *Haemaphysalis* в области генитальной борозды.

В трибе *Rhipicephalaria* вентральные пластинки проделали дальнейшие сложные преобразования (Померанцев, 1936).

Образование вентральных щитков, помимо чисто механического укрепления скелета, имеет косвенное отношение к акту копуляции. По мере увеличения объема тела самца, в связи со всасыванием крови, околоанальные щитки выводятся из плоскости вентральной пластинки, причем анальный клапан оказывается погруженным в глубокую ложбину, образующуюся между аданальными щитками. При копуляции, сопровождающейся плотным соприкосновением брюшной поверхности самца и самки, упомянутая желобообразная выемка образует канал, по которому удаляются крупинки гуанина, выделяемые самцом на всем протяжении полового акта.

Функциональными аналогами вентральных щитков, вероятно, являются увеличенные коксы *Dermacentor* и ноги *Margaropus*; в последнем случае резко утолщенные членики ног при копуляции предохраняют анальную область самца от непосредственного соприкосновения с брюшной поверхностью самки. В качестве подобных аналогов могут рассматриваться длинные, направленные каудально шипы на четвертых коксах у некоторых видов родов *Haemaphysalis* (*H. punctata* Can. e. Fanz., *H. sulcata* Can. e. Fanz., *H. flava* Neum., *H. aciculifer* Warb., *H. spinigera* Neum.) и *Rhipicentor*.

Потребность в указанных образованиях могла возникнуть в связи с осуществлением акта копуляции на хозяине, когда самец помещается под самкой, крепко присосавшейся к коже животного. Таким образом перечисленные вторичные половые признаки могут рассматриваться в качестве специфических адаптивных образований, сформированных применительно к паразитированию на крупных животных кочующего типа. При такой трактовке околоанальные щитки, ведущие свое начало от примитивного панцыря, должны расцениваться как первичные адаптивные образования, в то время как все остальные признаки этой группы (увеличенные коксы, шипы кокс, утолщенные членики локомоторных конечностей) связаны с последующими, вторичными адаптациями.

Специфические приспособления к степным кочующим животным наблюдаются и в циклах развития соответствующих групп клещей *Ixodidae*.

Так в связи с приспособлением к животным бродячего типа, в трибе *Margaropini* формируется однохозяйный цикл. Этот совершенный на первый взгляд тип паразитизма мог возникнуть в обстановке относительного однообразия физико-географических условий

и явился отчасти следствием неспособности к развитию достаточного количества яиц. Возникновение однохозяйного цикла у *Margaropini* было моментом регрессивным, так как сопровождалось понижением локомоторной функции нимфальной стадии, что в свою очередь исключило возможность дальнейших преобразований типов паразитизма.

Более современное «степное направление», развившееся применительно к сменам времен года, возникает в подсемействе *Rhipicephalinae*. Здесь мы впервые сталкиваемся с двухххозяйным циклом. Последний в условиях сезонных перекочевок стадных копытных является в сравнении с однохозяйным более совершенным, так как разобщенность между стадиями нимфы и imago дает больше возможностей регулирования сроков развития применительно к сезонной вегетации степных пространств. В связи с этим не случайным фактом является то обстоятельство, что двухххозяйный цикл более обычен среди видов, распространенных в степях Африки и пустынном Средиземноморьи с их периодическими сменами дождливых и засушливых периодов.

При последующем расселении степных форм двухххозяйный цикл оказался относительно более прогрессивным. Сохранив вполне активную нимфу, они имели возможность возврата к трехххозяйному циклу, что было полезно при расселении в пустынях, с частичным приспособлением к норовым животным (*Hyalomma asiaticum* P. Sch. и E. Schl.). Кроме того, двухххозяйные формы имели возможность перейти и к однохозяйному циклу, как это и было при расселении *Hyalomma detritum* P. Sch. в умеренные широты за счет концентрации цикла; его зимняя раса *H. d. scupense* P. Sch. переходит в зимний период на животных, развиваясь по однохозяйному циклу.

Заканчивая на этом настоящее сообщение, я должен признать, что мне не удалось избегнуть ряда чисто гипотетических положений; особенно это касается адаптивной трактовки вторичных половых признаков у *Ixodidae*. Тем не менее, поскольку высказанные взгляды увязывают в единую систему преобладающее большинство фактов, относящихся к классификации, географическому распространению, экологическим свойствам и образу жизни, предложенные гипотезы могут быть полезны при последующем изучении филогении *Ixodoidea*, а также и при разработке чисто прикладных проблем, связанных с передачей инвазий и вирусоносительством.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Neumann L. G., *Ixodidae*. Das Tierreich, XXVI, 1911.

[2] Nuttall G. H. F., On the adaptation of *Ixodoidea* to the habits of their hosts, Parasitology, 4, № 1, 1911.

[3] Nuttall G. H. F., Notes on Ticks. 1 (2) Types of parasitism in ticks, illustrated by a diagram, together with some remarks upon longevity in ticks, Parasitology, 4, № 3, 1911.

[4] Померанцев Б. И., К морфологии рода *Rhipicephalus* Koch. в связи с построением натуральной классификации *Ixodoidea*. Паразитологический сборник Академии Наук СССР, VI, 1936.

[5] Sassuchin D. N., Beiträge zum Studium der phylogenetischen Entwicklung der Zecken (*Ixodoidea*), Zool. Anz., 111, 1935.

[6] Schulze P., Über die Körpergliederung der Zecken, die Zusammensetzung des Gnathosoma und die Beziehungen der Ixodiden zu den fossilen Anthracomarti, Sitzgsber. u. Abh. Naturf. Ges. Rostock, 3. Folge, 3, 1932.

[7] Schulze P., Zur vergl. Anatomie der Zecken. Das Sternale, die Mundwerkzeuge Analfurchen und Analbeschilderung, ihre Bedeutung, Ursprünglichkeit und Luxurieren, Z. Morph. u. Oekol. Tiere, 30, 1935.

[8] Schulze P., Zwei neue Arten der Gattung Hyalomma und die morphologische Bedeutung der Analbeschilderung der *Ixodiden*, Zool. Anz., Bd. 144, 1936.
[9] Schulze P., Sind Säugetiere die ursprünglichen Zeckenwirte? Zool. Anz., Bd. 115, 1936.
[10] Senevet G., Contributions à l'étude des Ixodes. Adaptation biologique des ambulacres de la première paire des pattes, Bull. Soc. Path. exot., 13, 92).
[11] Sharif M., A Revision of the Indian *Ixodidae* with special reference to the Collection in the Indian Museum, Rec. Ind. Mus., XXX, p. 111.
[12] Sharif M., Historical Review and Relationship of the Genera of the Family *Ixodidae*. Parasitology, v. 26, № 1, Cambridge.

B. I. POMERANCEV. ADAPTATIONS PARASITIQUES DES TIQUES *IXODOIDEA* (*ACARINA*)

RÉSUMÉ

Les études de la morphologie de l'*Ixodoidea* ont révélé toute l'impuissance des classifications, qui ont existé jusqu'à présent. En même temps l'application des principes de hetotaxie a permi à l'auteur, tout en prenant en considération les phénomènes du changement parallèle, de reconstruire radicalement le système de l'*Ixodoidea* et de créer les nouveaux groupements.

Le nouveau système s'est montré bien avantageux pendant les études postérieures des formations d'adaptations, caractéristiques pour l'*Ixodoidea*.

L'essai de généraliser d'après les nouvelles données de classifications les connaissances de la biologie et celles de la propagation géographique du groupe amène à des thèses hypothétiques suivantes:

1. La formation du groupe de l'*Ixodoidea* a commencé à partir du moment où leurs ancêtres ont passé à l'état du parasitisme sur les mammifères des habitants des forêts tropicales.

2. Leur différentiation en deux branches indépendantes a passé pendant les premières étapes de l'évolution; une d'elles a conservé ses tendances primaires et par suite a formé la famille *Ixodoidea*. L'autre branche s'est adaptée à la vie stationnaire des terriers en passant à la formation de désert (*Argasidae*).

3. Le développement postérieur de la famille *Ixodidae* a subi une nouvelle division en deux branches: de forêt et de steppe; de la première branche s'est dégagé un groupe, qui s'est adapté à la vie des terriers en passant du désert, tandis que de la branche de steppe s'est dégagé un groupe, qui s'est adapté aux mammifères nomades (formes migratoires des steppes).

4. Ce complexe adaptif, qui se compose des formes «primitives forestières», «stationnaires des terriers» et «migratoires des steppes», se répète pendant l'évolution entière de l'*Ixodidae*.

5. L'influence du rythme climatique de l'année a amené aux changements secondaires et aux complications de leur cycle vital. Une transformation partielle des formes «stationnaires des terriers» en «stationnaires de migration» a lieu, transformation qui provoque l'apparition de l'événement des hôtes intermédiaires. La branche des «migrations des steppes» a pris la voie de l'adaptation aux migrations rythmiques des mammifères grègaires (*Ungulata*), et l'avancement au Nord a été accompagné par la concentration secondaire des cycles.

ПРЕНИЯ ПО ДОКЛАДУ Б. И. ПОМЕРАНЦЕВА

Проф. Догель. Почему у *Argasidae* вы считаете форму тела обтекаемой? По-моему, форма тела у *Argasidae* менее обтекаема, чем у *Ixodidae*. Она у них бугристая. Затем, достаточно ли вероятно предположение, что у клещей была такая забота о сохранении большого числа самцов? В природе мы наблюдаем как раз обратную картину: идет забота об увеличении числа самок. Бо́льшая часть животных обходится малым количеством самцов. Так что, по-моему, принимать в расчет это соображение не стоит.

Померанцев. Положительно непонятно, как иначе могла возникнуть такая форма тела у *Argasidae*. Проф. Schulze считает, что семейство *Argasidae* формировалось, главным образом, применительно к паразитированию на птицах. По-моему, при паразитировании на птицах не было необходимости в такого рода изменениях наружного скелета; последнее могло быть связано скорее с паразитированием в волосяных покровах млекопитающих. Кроме того, «обтекаемая» форма capitulum у *Ixodidae* является первичной, в то время как упрощение типа *Amblyomma* — вторичным. Последнее соображение очень важно, так как проф. Schulze, на том основании, что многие виды *Amblyomma* паразитируют на рептилиях, считает последних первичными хозяевами *Ixodoidea*. Это едва ли верно. У *Amblyomma* на ряде признаков хорошо прослеживаются изменения, последовавшие в результате вторичного перехода к паразитированию на животных, лишенных волосяного покрова. Что касается адаптаций у самцов, то я оговорился и в тезисах, что все эти соображения носят в значительной мере гипотетический характер. Вообще у клещей сильно развита способность к сопротивлению механическим факторам. Последнее объясняется не только наличием склеритных образований, но, главным образом, формой тела, своеобразным строением ног и манерой их складывать. Как мне приходилось наблюдать, клещ способен выдержать значительное давление, и развитие этого свойства, вероятно, было связано с приспособлением к паразитированию на крупных животных. Мне приходило в голову еще одно соображение: у самцов *Ixodoidea* вырабатывается относительно небольшое количество крупных сперматозоидов. Возможно, что эта особенность, характерная для многих *Acarina*, и была причиной дефицита половых элементов, о котором я упоминал в докладе.

Павловский. Почему вы связываете формирование группы *Ixodoidea* с моментом перехода их к паразитированию на млекопитающих? Таким образом, паразитирование на птицах и рептилиях вы не считаете первоначальным? Не поздно ли это?

Померанцев. Ископаемые находки *Ixodoidea* (современный род *Dermacentor*) относятся к четвертичному периоду, а на основании зоогеографических построений мы едва ли можем проникнуть в филогению клещей глубже середины мезозоя. Что касается млекопитающих, то их ископаемые остатки известны уже с триаса, а происхождение можно относить к концу палеозоя.

Отдел паразитологии Зоологического института Академии Наук СССР.

РЕЗОЛЮЦИЯ СОВЕЩАНИЯ ПО ЗООЛОГИЧЕСКИМ ПРОБЛЕМАМ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ГРУППЫ АКАДЕМИИ НАУК 2—4 декабря 1936 г.

1. Заслушав отчет директора ЗИН и доклады сотрудников ЗИН, совещание по зоологическим проблемам Биологической группы Академии Наук от 2—4 декабря 1936 г. отмечает огромные сдвиги и достижения в работе ЗИН за отчетный период 1931—1936 гг., расширение его работы и приближение к жизни, что видно уже из трех проблем, которыми ЗИН занят: освоение фауны, повышение урожайности сельскохозяйственных культур и изучение вредителей, поднятие животноводства, охрана здоровья. Особенно следует отметить как заслугу ЗИН выпуск большого количества литературы, в частности столь нужных определителей и выпусков «Фауны», скорейшее оформление дальнейших номеров которых крайне желательно.

2. Однако совещание полагает, что, хотя систематика и фаунистика, естественно, остаются центральной, основной частью работы ЗИН, что вытекает из существа данного учреждения, можно высказать некоторые пожелания в отношении дальнейшей работы ЗИН.

3. Желательна еще более строгая плановость работ, еще бо́льшая увязка научной проблематики и тематики с жизнью — большее развитие экологии и еще большее развитие работ, имеющих принципиальное теоретическое значение по всей проблематике ЗИН. Конкретные указания даются в дальнейших пунктах резолюции.

4. Увеличение бюджета ЗИН вдвое сравнительно с 1936 г., увеличение библиотечных ассигнований.

5. Увеличение штатных научных работников, чтобы иметь возможность охватить все основные группы, в том числе особенно по отделу паразитологии, как имеющему непосредственное практическое значение.

6. Увеличение числа младших штатных научных сотрудников и разрешение иметь аспирантуру вузовского типа для создания специалистов по необеспеченным обработкой группам животных.

7. Увеличение научно-технического персонала до 55 человек (сейчас 29), в том числе приглашение одного штатного фотографа.

8. Усиление издания «Фауны СССР» и ассигнование на нее до 300 000 руб. согласно смете ЗИН на 1937 г.

9. Считать необходимым увеличение тиража изданий ЗИН и просить АНИ согласовать этот вопрос с ЗИН. Считать необходимым увеличение числа авторских оттисков до 60 экз.

10. Увеличение издания определителей, особенно по тем группам, по которым не предвидится в ближайшее время издания «Фауны СССР».

11. Считать необходимым утверждение московского отделения ЗИН и выделения соответствующей площади, имея в виду организацию гидробиологического отдела, будущего Гидробиологического института, основной задачей которого считать проблему народнохозяйственного использования населения водоемов и особенно водохранилищ.

12. Усилить связь ЗИН с филиалами и базами АН, считая наличие таковых весьма полезным и нужным для работ ЗИН. Считать необходимым строгое соблюдение положения о базах и филиалах, согласно которому их тематика и личный состав должны согласовываться с соответствующими ведущими институтами Академии Наук.

13. Обеспечить ЗИН проведение самостоятельных экспедиций с соответственными ассигнованиями, особенно для работ в Средней Азии и на Дальнем Востоке.

а также и в сопредельных странах, как: Турция, Иран, Афганистан, Китай; считать необходимым обеспечение экспедиций ЗИН со стороны СОПС.

14. Усилить по экспедиционной линии развитие стационарных работ.

15. Считать желательным усиление экологической проблематики и числа экологов ЗИН с соответственным увеличением специального оборудования, а также расширение экспериментальных работ.

16. Считать желательным введение комплексности как внутри ЗИН, так и в отношениях ЗИН с другими учреждениями (Украинская и Белорусская академии, система Ленинской сельскохозяйственной академии, университеты, ВНИРО и др.).

17. Ввести в тематику ЗИН разработку вопросов теоретической систематики, в частности вопроса о низших таксономических единицах.

18. Желательно одно из научных собраний ЗИН в году посвящать заранее намеченной крупной теме с широким оповещением и приглашением большого числа специалистов для всестороннего обсуждения.

19. Поручить ЗИН составить справочник зоологов, гидробиологов и экологов по СССР.

20. Просить библиотеку Академии Наук об издании текущей русской библиографии по зоологии, гидробиологии и экологии.

21. Организовать при Архиве Академии Наук центральное всесоюзное хранилище всего основного цифрового табличного материала по зоологии и соприкасающимся наукам с тем, чтобы в самих работах можно было печатать только сводные таблицы.

22. Считать необходимым созвать в 1937 г. гидробиологическую конференцию и в 1938 г. экологическую совместно с Ботаническим институтом и паразитологическую, начав подготовку к ним еще в 1937 г.

Оглавление

Стр.

Совещание Биологической группы Академии Наук СССР по зоологическим проблемам . . 1119

С. А. Зернов. Зоологический институт Академии Наук за период 1931—1936 гг. 1121

Б. С. Виноградов. Работы Зоологического института по изучению млекопитающих Средней Азии 1143

Б. К. Штегман. Основы орнитогеографического деления Палеарктики 1149

А. Я. Тугаринов. Миграции птиц на территории СССР в свете четвертичной истории страны . 1171

П. В. Серебровский. Этюды по истории птиц Палеарктики 1185

А. П. Семенов-Тян-Шанский. Основные черты истории развития альпийской фауны . . 1211

G. U. Lindberg. Die ichthyologische Fauna des Japanischen Meeres und die Geschichte ihrer Entstehung 1225

Е. С. Неизвестнова-Жадина. Распределение и сезонная динамика биоценозов речного русла и методы их изучения . . 1247

L. S. Berg. A classification of fishlike Vertebrates 1277

A. N. Svetovidov. Über die Klassifikation der *Gadiformes* oder *Anacanthini* 1281

И. А. Рубцов. К эволюции кровососущих мошек (*Simuliidae Diptera*) 1289

А. С. Мончадский. Эволюция личинок и ее связь с эволюцией взрослых комаров в пределах сем. *Culicidae* 1329

Б. Е. Быховский. Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей 1353

Е. Н. Павловский. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам 1385

Б. И. Померанцев. О паразитических адаптациях у *Ixodoidea* (*Acarina*) 1423

Резолюция Совещания по зоологическим проблемам 1437

Sommaire

Pag.

Conférence du groupe biologique de l'Académie des Sciences de l'URSS sur les problèmes de zoologie 1119

S. A. Sernov. Zoological Institute of Academy of Sciences in the period 1931—1936 1140

B. S. Vinogradov. Works of the Zoological Institute on the Study of Mammals of Middle Asia 1147

B. K. Stegmann. Grundzüge der ornithogeographischen Einteilung der Palärarktis 1162

A. J. Tugarinov. Bird Migrations in USSR on the Base of the Quaternary History of the Country 1171

P. V. Serebrovsky. Studies on the History of the Birds in the Palearctic 1185

A. P. Semenov-Tian-Shanskij. Les principaux traits de l'évolution des faunes alpestres 1222

Г. У. Линдберг. Фауна рыб Японского моря и история ее происхождения . . . 1241

E. S. Neiswestnowa-Shadina. Verteilung und Saisondynamik der Biozönosen des Flussbettes und ihre Studiummethoden 1267

Л. С. Берг. Классификация рыбообразных позвоночных 1279

А. Н. Световидов. Классификация *Gadiformes* (*Anacanthini*) . . 1288

I. A. Rubzow. Zur Evolution der Kriebelmücken (*Simuliidae Diptera*) 1321

A. S. Montschadsky. Die Evolution der Larven und ihre Beziehung zu der Evolution der Imagines in der Familie *Culicidae* . . 1348

B. E. Bychowsky. Ontogenese und phylogenetische Beziehungen der parasitischen Plathelminthes 1382

E. N. Pavlovsky. Biocenological Studies as Applied to Parasitological Problems 1421

B. I. Pomerancev. Adaptations parasitiques des tiques *Ixodoidea* (*Acarina*) 1435

Résolution de la conférence sur les problèmes zoologiques 1435

К сведению подписчиков

на журнал ИМЕН серия Биологическая

Издательство Академии Наук СССР ставит в известность подписчиков, подписавшихся на первое полугодие, что с получением № 3 срок подписки на вышеназванный журнал истек.

Во избежание перерыва в получении дальнейших номеров журнала просим озаботиться возобновлением подписки на второе полугодие.

Подписную плату следует направить переводом по почте по адресу: Москва, пр. Художеств. театра, 2, в Отдел распространения Издательства Академии Наук СССР, Периодсектору.

Технический редактор Е. Шнобель

Сдано в набор 28/VI 1937 г. Подписано к печати 9/X 1937 г. Формат 72×105 см.
20¼ печ. л. (55.760 зн. в печ. л.
Уполн. Главлита РСФСР № Б—15373 Тираж 2 700 экз. Заказ 867 АНИ № 740

18-я типография треста «Полиграфкнига», Москва, Шубинский пер., д. 10.